

SÉRIE. *A* N° *1296*
N° D'ORDRE : *2165*.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

E. PUSSARD-RADULESCO

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES BIOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES SUR QUELQUES
THYSANOPTÈRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *24 janvier 1931* devant la Commission d'examen.

Président : M. ET. RABAUD.

Examineurs : { M. MICHEL-LEVY.
M. COMBES.

SCEAUX

MARCEL BRY

DESSINATEUR-IMPRIMEUR

—
1930

SÉRIE. N°
N° D'ORDRE :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

E. PUSSARD-RADULESCO



1^{re} THÈSE. — RECHERCHES BIOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES SUR QUELQUES
THYSANOPTÈRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

Président : M. ET. RABAUD.

Examineurs : { M. MICHEL-LEVY,
M. COMBES.

SCEAUX

MARCEL BRY

DESSINATEUR-IMPRIMEUR

1930

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

— 101 —

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyens honoraires . . P. APPEL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires { V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

Emile PICARD. . . . Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KOENIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT. . . Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécan. céleste.
Gabriel BERTRAND. Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE . . . Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY . . . Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN. . . . Chimie générale.
Emile BOREL . . . Calcul des probabilités et Physique math.
L. MARCHUS. . . . Aviation.
Jean PERRIN. . . . Chimie physique.
Rémy PERRIER . . Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM . . . Physique.
M. MOLLIARD. . . Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE . . . Physiologie générale.
E. VESSIOT . . . Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY . . Physique.
Charles PÉREZ . . Zoologie.
Léon BERTRAND . . Géologie structurale et géol. appliquée.
R. LESPIEAU . . . Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER. . . . Physiologie comparée.
E. BLAISE. . . . Chimie organique.
P.-A. DANGEARD . . Botanique.
Paul MONTEL. . . Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT . . Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ. . . . Biologie maritime.
G. JULIA. . . . Mathématiques générales.
A. MAILHE Etude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique et géol. dynam.
Eugène BLOCH. . . Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT. . . Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN. . Théories physiques.
V. AUGER. . . . Chimie appliquée.
EBSCLANGON . . . Astronomie.

E. PÉCHARD. . . Chimie (Ens. P. C. N.).
M. GUICHARD. . . Chimie minérale.
A. GUILLET . . . Physique.
G. MAUGUIN . . . Minéralogie.
L. BLARINGHEM . . Botanique.
A. MICHEL-LÉVY . . Pétrographie.
A. DEREIMS. . . Géologie.
A. DENJOY . . . Calcul différ. et intégr.
H. BÉNARD . . . Physique (P. C. N.).
E. DARMOIS. . . Physique.
G. BRUHAT. . . Physique.
H. MOUTON . . . Chimie physique.
L. JOLEAUD . . . Paléontologie.
M. JAVILLIER. . . Chimie biologique.
A. DUFOUR. . . Physique (P. C. N.).
F. PICARD . . . Zoologie (Évolution des êtres organisés).
ROBERT-LÉVY. . . Zoologie.
L. DUNOYER . . . Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND. Botanique (P. C. N.).
A. DEBIERNE. . . Radioactivité.
M. FRÉCHET. . . Calcul des Probabilités et Physiques math.
M^{me} RAMART-LUCAS Chimie organique.

Secrétaire A. PACAUD.

RECHERCHES BIOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES SUR QUELQUES THYSANOPTÈRES

par

E. PUSSARD-RADULESCO

Sommaire

I. — INTRODUCTION.

II. — RECHERCHES BIOLOGIQUES.

- a) Matériel et Technique.
- b) Observations.

1° *Thysanoptères vivant dans les serres :*

- a) *Parthenothrips dracaenae* Heeger.

Sexualité et parthénogénèse. — Cycle évolutif. — Relation entre les générations parthénogénétiques et la température. — Peut-on conclure à la présence de races différentes dans cette espèce ?

- b) *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché.

Cycle évolutif. — Parthénogénèse constante et exclusive.

2° *Thysanoptères vivant en plein air :*

- a) *Aptinothrips rufus* Gmelin.

Sexualité et parthénogénèse. — Durée du cycle évolutif. — Nombre de générations. — Races.

- b) *Taeniothrips inconsequens* Uzel.

Cycle évolutif. — Parthénogénèse prédominante.

- c) *Limothrips denticornis* Haliday.

Polyphagie. — Cycle évolutif et nombre de générations. — Accouplement précoce. — Possibilité de l'existence d'une reproduction par parthénogénèse arrhénotoque, type hyménoptère.

- c) Conclusions.

III. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES.

Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire et formation des chromosomes dans la vésicule germinative

- a) Historique.

- b) Matériel et Technique.

- c) Etude cytologique. — Ovocytes jeunes et résolution des chromosomes goniaux.

— Différentes transformations du complexe nucléolaire pendant la phase d'accroissement de l'ovocyte. — Apparition et disparition des nucléoles. — La formation et le nombre des chromosomes. — Rôle des nucléoles. — Conclusions.

d) Conclusions générales de la partie cytologique.

Origine de l'élément nucléolaire. — Evolution de cet élément. — Formation des chromosomes. — Origine et constitution des dyades. — Individualité et fixité du nombre des chromosomes.

INTRODUCTION

Au début de l'année 1928, nous avons commencé l'étude biologique des Thysanoptères, sur le conseil de M. le Professeur P. MARCHAL.

Nos premières observations sur des espèces appartenant à cet ordre et vivant dans les serres nous ont permis de constater rapidement que les quelques données bibliographiques qui existaient sur la biologie de ces insectes étaient insuffisantes et souvent erronées.

Dans nos élevages, nous avons pu observer une reproduction par parthénogénèse, soit exclusive chez *Heliethrips haemorrhoidalis* Bouché, soit constante pour une catégorie de femelles de *Parthenothrips dracaenae* Heeger, les autres femelles de la même espèce étant des femelles sexuelles.

Différentes expériences nous ont montré qu'il s'agissait de deux sortes de femelles appartenant à des races différentes, bien qu'elles soient morphologiquement identiques. Nous avons mis en évidence un phénomène semblable pour *Aptinothrips rufus* Gmelin (*A. rufa*, var. *connaticornis* Uzel), espèce vivant en plein air.

C'est seulement à la suite de ces observations que nous avons commencé notre étude cytologique, afin de pouvoir donner ainsi une explication complète des phénomènes remarqués et parce que cette étude est fondamentale au point de vue de la distinction des races qui offre une importance économique essentielle.

Notre but était de chercher à voir si le nombre des chromosomes et les divisions de maturation de ces races biologiques comportaient des différences, car nous avons envisagé la possibilité de nous trouver en présence de races triploïdes ou peut-être tétraploïdes.

Mais notre attention fut rapidement attirée par l'élément nucléolaire, seul élément existant dans la vésicule germinative pendant toute la phase de grand accroissement de l'œuf, et dont l'évolution nous a semblé très compliquée. Cet élément nous a paru d'autant plus intéressant qu'il se présente souvent sous la forme de filaments, d'anses ou de cordons qui peuvent faire croire à des chromosomes et qui nous ont fait penser au

début, sinon à des anses chromosomiques définitives, tout au moins à des filaments chromatiques.

Nous avons cherché à fixer les différentes étapes par lesquelles passe cet élément pour arriver à ces formes en employant la méthode de double coloration, fuchsine acide-bleu de toluidine.

Nous avons constaté que ces filaments, qui peuvent être pris pour des filaments leptotènes ou même des filaments chromosomiques définitifs, proviennent du nucléole à la suite d'une augmentation de volume et de divisions successives de ce dernier.

De même, nous avons pu voir que l'origine de ce nucléole est, au moins en partie, d'origine chromosomique.

La coïncidence de la résolution des chromosomes goniaux avec l'accroissement ou avec l'apparition de nouveaux nucléoles, nous a conduit à croire à un passage, après ou sans modifications chimiques, de matières chromosomiques vers le nucléole.

De plus, nous avons remarqué que les chromosomes du fuseau qui apparaissent à la prophase, se forment entièrement aux dépens de l'élément nucléolaire par fragmentation de celui-ci.

Nous avons eu constamment l'impression de nous trouver en présence d'une même substance qui, à la suite de différents changements chimiques et physiques, se présentait soit sous la forme de chromosomes, soit sous la forme de nucléoles.

C'est à la suite de ces observations que nous avons jugé bon de donner une description détaillée de l'origine et de l'évolution de l'élément nucléolaire et des chromosomes du fuseau de maturation. Cette étude nous a permis de tirer quelques conclusions sur l'individualité des chromosomes, problème très discuté depuis l'apparition des travaux de P. DELLA VALLE en 1909 et 1912.

Nos recherches ont été poursuivies dans les laboratoires de MM. les Professeurs P. MARCHAL et E. RABAUD, auprès desquels nous avons constamment trouvé le meilleur accueil.

Notre étude a été beaucoup facilitée à la fois par les conseils et les précieux encouragements qu'ils nous ont prodigués et par la confiance bienveillante qu'ils nous ont témoignée dès le début, en mettant à notre disposition le matériel nécessaire aux présentes recherches.

C'est pour nous une grande joie, bien plutôt qu'un devoir, d'adresser ici à MM. les Professeurs P. MARCHAL et E. RABAUD, avec nos plus sincères remerciements, l'assurance de notre entière reconnaissance.

Nous avons eu l'occasion de travailler à la Station entomologique de Saint-Genis-Laval, où nous avons pu faire des élevages et de nombreuses observations sur les Thysanoptères vivant en plein air, tout en poursuivant nos recherches cytologiques.

Nous adressons nos meilleurs remerciements à M. le Professeur A. VANDEL, de Toulouse, qui nous a donné de bons conseils à l'un de ses passages à Paris, en 1928 ; à MM. les Professeurs FAURÉ-FRÉMIET, du Collège de France, et LANGERON, de la Faculté de Médecine ; à M. P. VAYSSIÈRE, directeur-adjoint de la Station entomologique de Paris ; à M. CUNY, directeur du jardin du Luxembourg, qui nous a aimablement autorisé à faire des observations et même des élevages dans les serres confiées à ses soins ; à M. PINELLE, directeur de l'Ecole nationale d'Horticulture de Versailles, qui a bien voulu nous permettre de visiter les serres de cet établissement.

Nous remercions également M. F. WILLAUME, ingénieur-agronome de la Station entomologique de Versailles, qui, après avoir travaillé les Thysanoptères, a mis du matériel à notre disposition ; M. SIMONET, entomologiste du Laboratoire Vilmorin, qui nous a aidé à faire des observations sur les Thysanoptères nuisibles aux cultures ; M. JOHN, pour les renseignements qu'il a bien voulu nous donner, et enfin M. J. GONNARD, aide-naturaliste à la Station entomologique de Saint-Genis-Laval, qui nous a rendu grand service pendant notre séjour dans ce laboratoire, en construisant des cages d'élevage sur nos indications et en effectuant pour nous différentes manipulations.

RECHERCHES BIOLOGIQUES

A. — Matériel et Technique.

MATÉRIEL. — Les Thysanoptères qui ont fait l'objet de notre étude biologique appartiennent à des espèces très communes, vivant en plein air et dans les serres.

Notre attention fut attirée d'abord par les grands dégâts produits par ces insectes, particulièrement dans les serres et ensuite par leur évolution, qui nous a paru différer notablement des observations faites par les auteurs sur le même sujet.

Nos observations biologiques ont porté sur les espèces suivantes :

1° Thysanoptères vivant dans les serres :

- a) *Parthenothrips dracaenae* Heeger ;
- b) *Heliethrips haemorrhoidalis* Bouché.

2° Thysanoptères vivant en plein air :

- a) *Aptinothrips rufus* Gmelin ;
- b) *Taeniothrips inconsequens* Uzel ;
- c) *Limothrips denticornis* Haliday.

TECHNIQUE. — Les Thysanoptères des serres *Heliethrips haemorrhoidalis*

et *Parthenothrips dracaenae* ont été élevés sur des *Ficus* et des *Kentias*. Les plantes sont mises en observation dix jours avant l'isolement des insectes, afin de vérifier qu'elles en étaient primitivement indemnes ; nous utilisons principalement des pousses jeunes pour nos élevages.

Pour retrouver facilement nos insectes, nous les isolons sur des feuilles entourées d'un manchon de cellophane, percé de deux ouvertures garnies de mousseline, pour permettre une évaporation normale.

Nous avons utilisé également des manchons de toile munis de deux fenêtres en cellophane, mais la première catégorie nous semble donner de meilleurs résultats, car il n'est pas nécessaire d'enlever les sacs pour surveiller les éclosions et pour observer les différents stades des larves.

Pour les élevages faits au laboratoire, les manchons sont collés avec une colle ordinaire, tandis que pour ceux qui sont pratiqués dans les serres, particulièrement dans les serres chaudes à la température de 18-20°, ils sont collés à la paraffine.

Nous avons élevé aussi des Thysanoptères vivant en plein air, *Limothrips denticornis* et *Aptinothrips rufus*, espèces que l'on trouve sur les céréales et dans le gazon, sur de jeunes plantules de Blé obtenues dans de grands pots.

Les plantules sont isolées très tôt, à l'aide de manchons de verre percés de quatre fenêtres — deux à la partie supérieure et deux à la partie inférieure du manchon — toutes garnies de toile très fine.

B. — Observations.

Pendant les années 1928 et 1929, nous avons poursuivi des élevages, fait des comptages et différentes expériences pour préciser la durée du cycle évolutif, le nombre des générations annuelles et surtout pour rechercher l'existence de la parthénogénèse.

Les données de HEEGER (1852), JORDAN (1888), BUFFA (1898), HINDS (1902), SHULL (1914-1915), RAYMOND (1923), et, plus récemment, de POMEYROL (1928), nous montrent combien l'étude de ces insectes est intéressante, mais aussi combien elle est incomplète.

1° Thysanoptères vivant dans les serres.

Nos recherches personnelles ont porté sur deux espèces : *Parthenothrips dracaenae* Heeger et *Heliiothrips haemorrhoidalis* Bouché, Thysanoptères très répandus dans les serres.

a) *Parthenothrips dracaenae* Heeger.

Sexualité et parthénogénèse.

En 1852, HEEGER signale que les mâles de *Parthenothrips dracaenae* sont très rares à Vienne.

Des élevages ont été faits pour la première fois par JORDAN en 1884 dans des serres chaudes : d'une larve, il obtient un adulte et ensuite trois générations successives, dont seulement des femelles. JORDAN recommence dans des serres froides et il obtient des mâles en aussi grand nombre que des femelles. Dans les serres chaudes également il trouve quelques mâles, deux ou trois par millier de femelles.

Il conclut à la reproduction de cette espèce par parthénogénèse dans les serres chaudes et par sexualité dans les serres froides. Bien qu'il ait trouvé des mâles en très petit nombre, il ne croit pas que les femelles sont fécondées ; il n'a jamais trouvé de spermatozoïdes dans le *receptaculum seminis* des femelles et il n'a jamais constaté d'accouplements. JORDAN admet l'existence d'une pathénogénèse cyclique, comme chez les Pucerons.

UZEL, en 1895, classe le *Parthenothrips dracaenae* parmi les espèces dont les mâles sont tellement rares qu'ils n'ont jamais été vus.

En 1928, pendant quelques mois, et tous les trois ou quatre jours, nous avons récolté des Thrips appartenant à cette espèce.

La proportion des mâles s'est élevée à 6 ou 7 %. On ne peut trouver les mâles qu'à des époques bien précises, vers la fin de chaque mois et au commencement du mois suivant, comme il ressort des chiffres ci-dessous :

	MALES	FEMELLES
29 Mars	5	4
10 Avril	0	50
15 Avril	0	35
26 Avril	11	62
1 ^{er} Mai	9	44
8 Mai	0	25
15 Mai	0	35

Pendant plusieurs mois, nous avons constaté le même fait : les mâles apparaissent entre le 25-26 d'un mois et le 5-6 du mois suivant ; ainsi, pendant 18 à 20 jours, on ne trouve aucun mâle et, pendant les 10 à 12 jours suivants, on les trouve en proportion assez faible.

On assiste à tous moments à la transformation de larves en adultes et constamment, trois ou quatre jours après la dernière mue, les adultes pondent des œufs. Ce fait, ainsi que la rareté des mâles, nous a incité à entreprendre des élevages pour nous faire une idée précise sur la reproduction de ces insectes, car nos observations ne correspondaient ni avec les données de HEEGER et HINDS — les mâles étant en nombre appréciable

— ni avec les expériences de JORDAN, car des accouplements ont lieu fréquemment.

Toutefois, il existe nécessairement une reproduction parthénogénétique, car les femelles qui sont arrivées à l'état adulte après la disparition des mâles pondent, et ces œufs donnent des larves. D'ailleurs, le seul pourcentage des mâles nous indique l'existence de la parthénogénèse.

Cycle évolutif. — Relation entre les générations parthénogénétiques et la température.

ELEVAGES. — A la température du laboratoire, le 20 avril 1928, nous mettons en élevage des nymphes sur les feuilles d'un *Ficus*, isolées par des sacs de cellophane. Le 29 avril, les nymphes se transforment en adultes et le 15 mai seulement nous observons trois larves ; à partir de cette date, les larves apparaissent à raison d'une par jour, et le 3 juin nous voyons une prénymphé qui se transforme en adulte le 9 du même mois.

Le 16 juillet, nous isolons des femelles adultes obtenues d'élevages par parthénogénèse et le 2 août les premières éclosions se produisent.

Parallèlement, nous reprenons l'élevage des femelles fécondées, toujours à la température du laboratoire : deux couples isolés le 11 juillet donnent des larves à la cadence d'une par jour, à partir du 3-4 août. Donc, la durée du cycle évolutif, qu'il s'agisse de femelles vierges ou de femelles fécondées, est toujours sensiblement constante pour une même époque de l'année. Au début de l'année, la durée du cycle évolutif est de 42 à 45 jours, tandis qu'elle est très abrégée pendant l'été et particulièrement à partir du mois de juin : 15 à 20 jours suffisent alors.

ELEVAGES FAITS DANS LES SERRES.

1° Serres à température basse. — Dans des serres à la température relativement basse de 10°, nous avons mis en élevage :

- a) Des nymphes récoltées dans les serres chaudes ;
- b) Des femelles adultes appartenant à la quatrième génération, obtenue par parthénogénèse, à partir de nymphes isolées ;
- c) Des couples.

Jusqu'à la fin de mars, nous n'avons observé aucune éclosion, qu'il s'agisse de femelles parthénogénétiques, de femelles sexuées ou de femelles adultes obtenues à partir des nymphes qui ont été isolées.

Les individus qui se trouvaient à l'état larvaire deviennent morphologiquement adultes, mais ils ne pondent pas. Nous avons admis comme

l'hypothèse la plus vraisemblable que sous l'influence d'une température basse, les phénomènes de maturation des œufs sont arrêtés et que la ponte ne peut alors se produire.

2° *Serres à température élevée, 18 à 20°*. — Le 10 mars 1929, nous avons isolé dix pupes sur un *Ficus*, dans des serres chauffées à 18-20°. Les adultes commencent à paraître 10 à 15 jours après la dernière mue de ces nymphes. Parmi les femelles obtenues, trois ont disparu sans donner de larves, deux ont pondu un nombre d'œufs moins élevé que d'ordinaire, et, pour le reste, nous avons obtenu des générations normales. Les résultats de ces derniers élevages correspondent à l'évolution normale dans les serres : chaque mois, on voit apparaître une nouvelle génération.

Dans les serres à température basse, les insectes sont peu nombreux, ce qui s'explique par une plus longue durée du cycle évolutif.

Les femelles qui se reproduisent, les unes par parthénogénèse, les autres par sexualité, vivent côte à côte et les modifications que subit leur cycle évolutif du fait de la température, sont identiques.

Dans les serres chauffées, la durée du cycle évolutif est constante pendant toute l'année, tandis qu'elle varie selon la température, donc selon la saison, pour les femelles élevées en appartement.

A température basse, nous n'avons jamais obtenu de larves à partir des femelles parthénogénétiques ou des femelles sexuées. D'ailleurs, nous avons vu que, dans de telles conditions, l'évolution est arrêtée aussi bien pour les générations parthénogénétiques que pour les générations sexuelles.

Peut-on conclure à la présence de races différentes dans cette espèce ?

Nos élevages nous ont, en effet, montré l'existence bien distincte de femelles parthénogénétiques et de femelles sexuées. Les caractères morphologiques sont les mêmes pour ces deux catégories.

EXPÉRIENCES. — Pour voir si toutes les femelles s'accouplent, nous avons entrepris les expériences suivantes :

Expérience 1 : Des femelles adultes de la cinquième génération, obtenues par parthénogénèse à partir d'une nymphe isolée, ont été mises dans un tube avec des mâles. Aucune tentative d'accouplement n'a pu être observée pendant trois heures : les mâles paraissent même ne pas remarquer la présence des femelles. Ces mâles ont été récoltés dans les serres une demi-heure avant de commencer l'expérience.

Expérience 2 : Les mêmes mâles que ci-dessus ont été transportés dans d'autres tubes où se trouvaient des femelles adultes récoltées dans les serres. Au début, ils s'agitèrent, puis ils s'accouplèrent plusieurs fois avec les mêmes femelles dans l'intervalle d'une heure.

Expérience 3 : Pendant la nuit, les mâles ont été isolés et le lendemain les expériences ont été reprises : ces mâles sont mis dans des tubes avec des femelles parthénogénétiques; ils courent d'abord en tous sens ; après quoi, passant auprès des femelles, ils ralentissent leur marche, s'arrêtent, repartent de nouveau et recommencent plusieurs fois le même manège ; puis, frappant les femelles de leurs antennes, ils font plusieurs tentatives d'accouplement, mais sans aucun résultat.

Il nous semble que l'on peut conclure des élevages et des expériences, à la présence de deux races bien distinctes, l'une parthénogénétique, et l'autre sexuée.

Toutefois, le fait d'avoir obtenu, le 10 mars 1929, par élevage dans les serres chaudes, des pontes moins nombreuses des deux catégories de femelles, nous porte à croire à la possibilité de l'existence d'une troisième race parthénogénétique et sexuée faisant le passage entre les deux formes pures.

b) *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché.

Cycle évolutif. — Parthénogénèse constante et exclusive.

Heliothrips haemorrhoidalis Bouché a été observé pour la première fois en Europe par BOUCHÉ, qui donna sa description en 1883. D'après cet auteur, ainsi que d'après RUSSELL, il a été introduit de l'Amérique tropicale. Dans tous les pays tempérés et froids, cette espèce vit seulement dans les serres, tandis que, dans les pays chauds, elle vit également en plein air. Cette espèce est une des plus communes dans les serres ; elle a attiré l'attention de tous les biologistes qui se sont occupés des Thysanoptères d'abord par son abondance et ensuite par les dégâts considérables qu'elle commet sur les plantes de serres chaudes, notamment sur le Croton, le *Ficus* et le *Kentia*.

UZEL, HINDS et KNECHTEL signalent cette espèce comme n'ayant pas de mâles connus. BUFFA a publié des observations très intéressantes sur *Heliothrips* : il a pu l'élever pendant vingt-trois mois sans obtenir de mâles. Plus récemment, POMEYROL, étudiant le même Thysanoptère, a fait des élevages et des pourcentages, mais sans obtenir de mâles.

HEEGER signale des mâles, mais sans donner leur description.

En résumé, tous les auteurs qui ont étudié cette espèce paraissent n'avoir vu que des femelles.

Nous avons trouvé *Heliothrips haemorrhoidalis* dans différentes serres de la Ville de Paris et nous avons pu le récolter en très grand nombre. Nous avons entrepris des élevages de cette espèce dans les serres, à une température de 8 à 10°. Le 15 novembre 1928, nous avons isolé des pupes

sur des feuilles de *Ficus* ; nous n'avons pas observé d'éclosions avant la seconde quinzaine de mars ; les nymphes se sont bien transformées en femelles adultes, mais ces dernières n'ont pas pondu.

Dans les mêmes serres et toujours sur le *Ficus*, nous avons eu l'occasion de constater la présence de quelques individus de cette espèce, mais en très petit nombre et ne donnant pas de larves pendant l'hiver.

Par contre, nous avons trouvé des *Heliothrips* en abondance et à tous les stades dans les serres chauffées. On peut voir, notamment à l'envers des feuilles de certaines variétés de Croton — particulièrement de Crotons à feuilles rouges — de très fortes colonies composées de larves au premier et au deuxième stades, de prénymphe, de nymphes et d'adultes.

Reprenant nos élevages dans des serres à une température de 18-20°, nous constatons que des nymphes mises en élevage le 15 mars 1928 deviennent adultes deux ou trois jours après et que les premières éclosions de larves se produisent le 23 du même mois et se succèdent à raison d'une par jour. Le 3 avril, nous observons les premiers adultes.

Donc, le cycle évolutif de cette espèce dans les serres chaudes dure de 17 à 18 jours et les générations chevauchent, les femelles continuant à pondre à côté d'adultes issus de leurs premiers œufs.

A une température constante correspond toujours une même durée du cycle évolutif ; si la température baisse, le cycle de l'espèce est interrompu et il repart de nouveau si les conditions de température deviennent plus favorables.

Nous n'avons jamais observé de mâles, ni dans nos élevages, ni dans les serres. Nous admettrons donc, avec UZEL, HINDS, KNECHTEL, BUFFA et, plus récemment, avec M. POMEYROL, que cette espèce se reproduit par parthénogénèse télytoque constante.

2° Thysanoptères vivant en plein air.

a) *Aptinothrips rufus* Gmelin.

Sexualité et parthénogénèse. — Cycle évolutif et nombre des générations.

UZEL et HINDS, travaillant l'un en Hongrie, l'autre en Amérique, n'ont trouvé que des femelles parmi les individus récoltés. Par contre, PRIESNER en Allemagne et KNECHTEL en Roumanie donnent la description des mâles.

Dans la région de Saint-Genis-Laval (Rhône), les insectes se trouvent à l'état adulte au commencement du mois d'avril dans le gazon, sur les Graminées sauvages et sur le Blé. Dans la région de Fontainebleau, vers le 15 mars 1930, nous avons eu l'occasion de trouver dans le gazon des *Aptinothrips* adultes et des larves à la fin du mois. Ainsi nous avons constaté

que les adultes trouvés à Saint-Genis-Laval au commencement d'avril étaient, non pas des femelles hivernantes elles-mêmes, mais bien des adultes issus des œufs de ces dernières femelles.

Parmi quelques milliers d'*Aptinothrips* récoltés le 24 avril, nous avons remarqué deux mâles : mis dans un tube avec plusieurs femelles, ils s'accouplent.

Continuant nos observations pendant plusieurs mois, nous avons trouvé un seul mâle sur plus de trois mille femelles récoltées et de toute l'année nous n'en avons pas retrouvé d'autres.

On peut élever très facilement ces Thrips sur de jeunes plantules de Blé isolées dans des manchons de verre percés de quatre fenêtres. Ainsi, sur chaque plantule, nous mettons une larve au premier stade ; 15 jours après, elles se transforment en adultes et 27 à 29 jours plus tard nous avons constaté la présence de larves très nombreuses à différents stades et même d'un adulte qui venait de muer.

Le cycle évolutif complet varie de 25 à 27 jours et cette durée est abrégée si la température est plus élevée. Les élevages ont été poursuivis pendant toute l'année et nous avons toujours obtenu des larves à partir des femelles vierges isolées. Après leur transformation en adultes, quelques femelles ont disparu sans pondre.

Il y a pour cette espèce sept à huit générations par an. Les individus qui ont donné naissance à une génération continuent à pondre à côté de la nouvelle, de sorte que l'on ne peut distinguer nettement l'apparition et la disparition des générations. Les individus que nous récoltons appartiennent donc toujours à plusieurs générations.

Les adultes qui apparaissent dans la dernière quinzaine de novembre sont ceux qui vont hiverner dans le sol et surtout dans les parties basses des gaines foliaires en voie de dessiccation. L'époque à laquelle les insectes descendent dans le sol pour hiverner varie selon la température.

A la fin de décembre, dans la région de Fontainebleau, par une journée chaude, nous avons remarqué quelques *Aptinothrips* remontés sur les feuilles de gazon encore vertes.

RACES. — Pour cette espèce, nous avons conclu à la présence d'une race parthénogénétique pure, donc à une parthénogénèse télytoque constante.

Dans nos élevages, la disparition de quelques femelles sans donner de larves, ainsi que la présence d'un très petit nombre de mâles s'accouplant, nous conduisent à penser que l'on a affaire à une deuxième race sexuée qui est en voie de disparaître dans la région de Saint-Genis-Laval.

b) *Taeniothrips inconsequens* Uzel.

Cycle évolutif. — Parthénogénèse prédominante.

Cette espèce, vivant sur le Cerisier, le Poirier et d'autres arbres de la famille des Rosacées, attira notre attention par son abondance, à Saint-Genis-Laval (Rhône), où nous avons pu faire des observations pendant toute la belle saison de l'année 1929.

Taeniothrips inconsequens a été particulièrement étudié en Amérique, où il cause de grands ravages sur les arbres fruitiers ; en Europe, les dégâts de cette espèce n'ont pas encore été signalés par les auteurs qui ont étudié les Thysanoptères : VUILLET en France, KNECHTEL en Roumanie, par exemple. Peut-être ici certaines conditions manquent-elles pour permettre à l'insecte de pulluler au point de rendre ses dégâts appréciables.

UZEL signale cette espèce parmi celles à mâles inconnus. Le premier mâle a été trouvé en Angleterre par W. L. COLLINGE en 1909, dans le district d'Evesham. L'échantillon fut envoyé à BAGNALL, qui donna sa description. Dans l'ouvrage de PRIESNER, le *Taeniothrips inconsequens* disparaît aussi sur la liste des espèces à mâles inconnus.

En Amérique, les mâles n'ont pas été observés et ainsi FOERSTER, MULTON et JONES n'ont vu que des femelles. En 1918, A. L. CAMERON et R. C. TREHERNE font des observations très intéressantes sur le Thrips du Poirier ; à leur connaissance, en Amérique, on n'a trouvé, jusqu'à cette date, que des femelles et la reproduction se fait par parthénogénèse.

A Saint-Genis-Laval, on trouve seulement des femelles en grand nombre. Nos observations sur leur cycle évolutif concordent avec celles des différents auteurs : il existe une seule génération par an ; les adultes sortent du sol, où ils ont passé l'hiver, dans la deuxième quinzaine de mars, puis ils se tiennent abrités dans les fleurs et disparaissent en mai, tandis que les larves issues de ces adultes descendent en terre dans le courant du mois de juin.

c) *Limothrips denticornis* Haliday.*Polyphagie.*

Limothrips denticornis Haliday a été signalé comme s'attaquant aux Graminées ; sur le Seigle, notamment, les dégâts paraissent particulièrement graves. Pourtant, quelques auteurs ont signalé cette espèce sur des plantes de serre et sur le Tabac.

BELING, en 1872, observe *Limothrips denticornis* dans les épis de Seigle, de Blé et d'Orge. LINDEMAN, en 1886, trouve cette espèce, en Russie, sur les Graminées. De même, VON DER GOLTZ (1889), FRANK (1896) et

SCHOYEN (1900), signalent cette espèce comme nuisible aux céréales ; J. UZEL, en 1895, constate pendant toute l'année la présence de femelles dans le gazon, sur les Graminées et dans les fleurs de différentes plantes.

E. REUTER en Finlande (1900 et 1901) trouve ce *Thrips* sur les Graminées, notamment sur le Blé, le Seigle et l'Orge.

PREISSECKER (1903), KNECHTEL (1910) et SCERBACOFF (1913) ont signalé cette espèce sur le Tabac, principalement sur les jeunes plantules (KNECHTEL). D'après FRANK, *Limothrips denticornis* serait également un insecte nuisible aux plantes de serres.

KURDJUMOV étudie en Russie la biologie de cet insecte ; il observe la première génération sur le Seigle, tandis que, pour lui, la seconde se produirait après migration sur *Phleum pratense* L., *Alopecurus pratensis* L. et sur l'orge.

H. PRIESNER, en 1914, signale la présence des femelles pendant toute l'année sur le gazon et sur les Graminées, tandis que les mâles, qui sont en petit nombre, se trouvent seulement pendant l'été et sur les Graminées.

ZNAMENSKY, en Russie, fait des observations qui concordent avec celles de KURDJUMOV : une première génération sur le Seigle et la seconde sur diverses Graminées, notamment sur le Seigle et dans le gazon.

Fin avril 1929, dans la région de Saint-Genis-Laval (Rhône), nous avons constaté la présence des femelles adultes de *Limothrips denticornis* dans les gaines foliaires de *Alopecurus pratensis* ; plus tard, ont paru des larves et des adultes de la deuxième génération : pendant toute l'année, nous avons observé ce *Limothrips* dans les gaines foliaires de cette Graminée.

Nous avons trouvé, de même, des individus appartenant à cette espèce dans une petite pièce de Blé cultivé en vue d'expériences et qui n'avait pas été moissonné. On observe pendant toute l'année des mâles, des femelles et des colonies de larves. Ce dernier lot de Blé se trouvait à quelques dizaines de mètres des *Alopecurus* infestés.

Dans les champs de céréales, nous avons observé que *Limothrips* se trouve aussi bien dans les gaines foliaires de Blé que dans les gaines foliaires de Seigle.

Après la moisson, les femelles passent sur les tiges qui ont été épargnées par suite d'un retard quelconque dans le développement et sur des Graminées sauvages qui se trouvent au voisinage des champs moissonnés. *Hordeum murinum*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, etc...

En 1930, dans la région de Fontainebleau, dès le début d'avril, nous avons récolté des *Limothrips* femelles adultes dans le gazon et, le 15 du même mois, nous constatons que les insectes étaient en grand nombre sur le Blé et moins nombreux dans le gazon. Dans les premiers jours de mai, on trouve des femelles adultes dans les gaines foliaires et, vers le 7 mai, on voit apparaître des larves.

De toutes ces observations, nous avons tiré les conclusions suivantes :

1° Les plantes sur lesquelles vivent les femelles hivernantes de *Limothrips* peuvent être des Graminées quelconques, sauvages ou cultivées.

2° Seulement lorsqu'elles arrivent à l'état de maturation sexuelle, vers l'époque de la ponte, fin avril, début de mai, les femelles recherchent des Graminées qui ont un tube formé par une gaine foliaire bien développée, le Blé, le Seigle, *Alopecurus*, *Phleum*, etc...

3° Les femelles peuvent quitter les tiges sur lesquelles elles ont déjà pondu pour d'autres plantes de la même espèce ou d'une espèce différente.

4° Il n'y a pas de migrations régulières caractéristiques sur des plantes différentes : les femelles émigrent pour pondre sur de nouveaux pieds et elles s'établissent ainsi, soit sur la même espèce, soit sur une autre se trouvant dans le voisinage.

Cycle évolutif et nombre annuel des générations. — Accouplement précoce.

Pour organiser une lutte méthodique contre *Limothrips denticornis* Haliday, qui est une espèce très nuisible aux céréales, les entomologistes ont cherché à étudier son évolution et c'est principalement en Russie que les observations les plus intéressantes ont été faites.

Plusieurs auteurs, et en différents pays, ont signalé *Limothrips denticornis* comme espèce nuisible.

KNECHTEL, dans son travail sur la faune des Thysanoptères de Roumanie, donne la description des mâles d'après UZEL, car lui n'a pu trouver que des femelles.

PRIESNER remarque que les mâles n'existent que pendant l'été, tandis qu'il est possible de trouver des femelles toute l'année. UZEL fait des observations identiques. Dans leurs travaux sur les insectes nuisibles aux céréales, KURDJUMOV et ZNAMENSKY ont fait des observations plus intéressantes sur l'évolution de cette espèce.

KURDJUMOV a observé deux générations : la première au début de l'année sur le Seigle et la seconde sur *Alopecurus pratensis*, sur *Phleum pratense* et sur l'Orge.

D'après ZNAMENSKY, l'apparition des femelles adultes et leur répartition dans les champs se produisent une semaine ou deux avant la formation des épis, c'est-à-dire vers la fin d'avril ou le début de mai. Les femelles rentrent dans les tubes formés par les gaines foliaires et pondent à la surface interne des gaines. Dans la première moitié de juin, à Poltava, les larves se transforment en prénymphes, puis en nymphes ; les femelles adultes provenant de ces pupes s'accoupleraient avec les mâles aptères qui restent dans la gaine, tandis que les femelles s'envolent pour donner naissance à une deuxième génération.

Comme nous l'avons déjà indiqué, nous avons trouvé des insectes adultes et uniquement des femelles au commencement d'avril, dans le gazon, et c'est seulement dans les derniers jours d'avril que se produit la pénétration dans les gaines foliaires d'*Alopecurus*, de *Phleum*, de Blé, etc...

Du 7 au 10 mai, on voit apparaître des larves ; on trouve alors constamment des colonies de dix, quinze et même vingt larves au premier et au deuxième stade.

Du 20 mai à la fin du mois, on trouve dans les gaines foliaires des colonies de vingt à vingt-deux individus. Ces colonies sont constituées par des prénymphes, des nymphes et des mâles adultes aptères ; leur proportion relative est toujours à peu près constante pour toutes les colonies ; il y a trois ou quatre mâles par gaine.

Nous avons observé des accouplements entre les nymphes et les mâles adultes.

Au laboratoire, nous avons fait plusieurs expériences :

Expérience 1 : Dans des tubes de verre, nous introduisons des mâles adultes et des nymphes. Les mâles s'agitent et cherchent immédiatement à s'accoupler avec les nymphes femelles qui, par des mouvements flexueux de leur abdomen, montrent qu'elles subissent aussi l'attraction sexuelle.

Sous le binoculaire, nous avons pu voir plusieurs fois des accouplements se produire entre ces individus.

Expérience 2 : Des mâles adultes et des femelles morphologiquement adultes sont mis dans des tubes. Les mâles sont indifférents et pendant plusieurs heures aucune tentative d'accouplement ne peut être observée.

Expérience 3 : Nous séparons les mâles pendant une nuit et, le lendemain, nous recommençons ces expériences en mettant dans le même tube des mâles et des femelles morphologiquement adultes. Il n'y a pas d'accouplement. Nous introduisons alors quelques nymphes et, à partir de ce moment, les mâles commencent à s'agiter et cherchent à s'accoupler avec ces dernières.

Pour voir si ces accouplements sont véritables, nous avons entrepris une série de recherches cytologiques.

Les mâles ont fait d'abord l'objet de cette étude. Nous avons fixé les individus avec différents fixateurs, à base de sublimé, d'acide osmique, d'acide picrique, le Carnoy, etc... Employés à froid, tous ces fixateurs ne nous ont pas donné de bons résultats, même en prolongeant la durée de la fixation : en effet, la pénétration de ces liquides est mauvaise, car les testicules et les canaux déférents sont entourés d'une gaine très épaisse.

Les meilleurs résultats ont été obtenus en fixant par le Gilson-Petrunkewitch bouillant ou par le Duboscq-Brasil. Nous avons pu voir sur toutes

les préparations obtenues des pièces ainsi fixées que les mâles sont sexuellement et morphologiquement adultes. Les testicules, les canaux déférents et le canal éjaculateur sont complètement remplis de spermatozoïdes adultes en filaments avec la tête un peu dilatée. Dans tous les mâles qui ont été fixés à ce stade, nous n'avons jamais trouvé ni de spermatocytes, ni même de spermatides, mais seulement des spermatozoïdes morphologiquement adultes.

D'autre part, pour voir si les femelles issues des prénymphe qui se sont accouplées ont dans leur spermathèque des spermatozoïdes, nous avons fixé une autre série de pièces. Plusieurs prénymphe ont été mises dans un tube avec des mâles adultes. Avant que les prénymphe soient arrivées à l'état adulte, donc avant la dernière mue, nous les séparons: quelques jours après, toutes ces femelles sont morphologiquement adultes et c'est à ce moment que nous les fixons.

Dans la spermathèque, nous avons observé un grand nombre de spermatozoïdes; dans les gaines ovariennes, on peut voir de très jeunes ovocytes, donc ces femelles ne sont pas sexuellement adultes.

D'ailleurs, toutes les femelles hivernantes ont la spermathèque remplie de spermatozoïdes et nous n'avons jamais vu d'accouplements entre les femelles morphologiquement adultes et les mâles, ni dans nos expériences au laboratoire, ni pendant nos observations dans les champs.

De nos expériences et de l'étude cytologique que nous avons faite, nous pouvons conclure, pour cette espèce, à l'existence d'accouplements précoces entre les mâles morphologiquement et sexuellement adultes et les prénymphe femelles. Sexuellement, ces nymphes ne sont pas arrivées à l'état adulte et, de plus, les femelles qui résulteront de la transformation de ces nymphes ne seront que bien plus tard à maturité sexuelle.

Seules, les prénymphe paraissent provoquer l'attrait sexuel chez les mâles.

Dans chaque colonie, tous les mâles arrivent à peu près en même temps à maturité sexuelle; les femelles sont alors le plus souvent à l'état de prénymphe ou au deuxième stade larvaire. Au moment de l'éclosion des femelles adultes, les mâles commencent à disparaître; ainsi, la date de leur disparition est entre le 5 et le 10 juin. Dans les colonies de larves et de mâles adultes, on ne retrouve plus les femelles qui leur ont donné naissance.

Nous avons mis en élevage, sur des plantules de Blé isolées par des manchons de verre, des femelles adultes et des larves qui ne se sont pas accouplées, et nous n'avons pas obtenu de larves jusqu'à la fin du mois d'octobre.

Continuant nos observations dans les champs, nous avons trouvé à la fin de juin sur du Blé — dans le jardin du laboratoire et dans d'autres cultures — des colonies identiques à celles que nous avons observées le

20 mai sur *Alopecurus*. D'ailleurs de nouvelles colonies apparaissent également sur *Alopecurus*.

Le nombre des individus de chaque groupe paraît alors diminuer quelque peu et cette diminution porte surtout sur les femelles. Quant aux mâles, on en trouve toujours trois, quatre ou même cinq dans chaque gaine foliaire.

Ensuite, on peut observer une troisième série de colonies le 22 juillet et une quatrième à la fin d'août.

Comment, alors, expliquer les résultats de nos élevages ?

Les pots qui servent de substratum aux plantules de Blé sont maintenus constamment dehors et l'évaporation est assez normale dans les tubes de verre à quatre fenêtres garnies de toile qui entourent les plantules.

Le seul fait qui peut influencer les élevages, c'est d'utiliser des plantules qui n'ont pas une gaine foliaire développée, ce qui peut entraver la ponte des femelles.

Ou plutôt devons-nous penser que nous n'avons pas obtenu de larves parce que nous avons mis en élevage uniquement des femelles écloses à la fin de juin, ces femelles ne pondant que l'année suivante ?

Les recherches cytologiques nous permettent d'affirmer que, pendant les mois de juin, juillet et août, le nombre des femelles qui sont sexuellement mûres et, par conséquent, qui pondent, est très petit ; la majorité de ces femelles ont seulement des ovocytes très jeunes dans leurs gaines ovariques et ce fait nous a d'ailleurs rendu difficile, pour cette espèce, l'étude de l'évolution de l'élément nucléolaire.

A la suite de ces observations, nous pensons qu'il n'y a qu'une seule génération par an. Les femelles hivernent dans le sol à l'état adulte ; elles en sortent en avril et pondent après avoir pénétré dans les gaines foliaires de différentes Graminées. Quelques jours après, on remarque des larves, puis des colonies dont la description a déjà été donnée. Les adultes issus de ces larves ne pondent pas ; ils restent sur les feuilles, puis, quelque temps après, descendent en terre, où ils attendent l'année suivante pour réapparaître.

Les femelles qui ont formé ces colonies quittent les gaines foliaires pour d'autres qui n'ont pas encore été infestées, afin d'assurer une meilleure nourriture aux larves qui vont éclore des nouveaux œufs déposés.

C'est ainsi que l'on peut constater une nouvelle apparition de larves à la fin de juillet, et la même explication est valable pour les larves qui vont éclore en août.

Donc, les femelles qui se montrent au printemps déposent des œufs pendant tout l'été ; les périodes de ponte correspondent au début de mai, de juin, de juillet et d'août. On voit apparaître quatre séries de femelles

morphologiquement adultes, femelles qui n'arriveront à maturité sexuelle qu'à la fin d'avril ou au début de mai de l'année suivante.

Possibilité de l'existence d'une reproduction par parthénogénèse arrhénotoque, type hyménoptère.

Pour expliquer ce fait de voir arriver les mâles à l'état morphologiquement adulte avant les femelles, deux hypothèses sont possibles : ou bien les mâles ont une évolution larvaire plus rapide, ou bien ils naissent des premiers œufs pondus par les femelles.

La dernière hypothèse nous paraît la plus vraisemblable pour les raisons suivantes :

1° Tous les mâles apparaissent à peu près en même temps, donc les pontes qui leur ont donné naissance n'ont pas été interrompues par des pontes donnant des femelles.

2° Dans les gaines foliaires où les femelles ont été prises pour l'étude cytologique, nous trouvons seulement trois, quatre ou cinq mâles, par conséquent les femelles n'ont eu le temps de déposer que quelques œufs qui ont donné des mâles.

Ces faits nous portent à croire à une parthénogénèse arrhénotoque, type hyménoptère ; mais nous signalons cela seulement sans donner de précisions, nos élevages de larves non fécondées, de même que ceux de femelles adultes, ne nous ayant pas donné d'éclosions pendant tout l'été et jusqu'en novembre 1929 ; dans l'obligation où nous nous trouvions de rentrer à Paris pour continuer nos recherches, nous avons abandonné nos élevages dans la région de Saint-Genis-Laval, où les observations biologiques ci-dessus ont été faites.

C. — CONCLUSIONS

D'après les observations faites sur ces quelques espèces de Thysanoptères de l'ordre des *Terebrantia* vivant dans les serres et en plein air, nous sommes d'accord avec les auteurs pour conclure à la parthénogénèse dans cet ordre d'insectes : ce phénomène a été signalé notamment par HEEGER (1852) JORDAN, HINDS, UZEL, SCHULL, RUSSELL, et, plus récemment, par POMEYROL.

1° Pour *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché, nous avons constaté une parthénogénèse constante et même exclusive. Chez *Parthenothrips dra-caenae* Heeger, nous avons observé deux modalités principales et concomitantes : une partie des femelles se reproduisent par parthénogénèse télé-

toque, l'autre par sexualité ; ces deux catégories de femelles présentent des caractères morphologiques identiques.

2° Toutefois, entre ces deux races distinctes, il existe une race parthénogénétique-sexuée, qui est une forme de passage.

3° Il n'y a pas apparition de mâles dans la descendance des femelles parthénogénétiques à basse température, comme JORDAN l'avait signalé pour cette espèce.

4° Une parthénogénèse télytoque constante et une reproduction sexuée existent également chez *Aptinothrips rufus* Gmelin ; le nombre des femelles sexuées paraît être très petit dans la région lyonnaise.

5° Dans la même région, pour *Taeniothrips inconsequens* Uzel, il n'existe que des femelles, donc une parthénogénèse télytoque constante. Cependant, nous classerons cette espèce parmi celles qui présentent une parthénogénèse constante prépondérante, puisque l'on a trouvé un mâle en Angleterre.

6° Dans le cycle évolutif de *Limothrips denticornis* Haliday, nous pensons à la possibilité d'une parthénogénèse type hyménoptère.

7° Pour les espèces qui comportent des mâles, la proportion de ceux-ci est à peu près constante pendant toute l'année. Toutefois, chez *Parthenothrips dracaenae* et *Limothrips denticornis*, on constate des variations mensuelles pendant toute la belle saison : pour la première espèce, les mâles apparaissent seulement pendant dix jours, et pour la seconde pendant six à huit jours à la fin de chaque mois. Il y a chaque mois une génération comportant le même nombre de mâles, mais ceux-ci disparaissent bientôt, tandis que les femelles vivent plus longtemps.

8° Pour toutes les espèces étudiées, il n'a pas été observé de parthénogénèse cyclique, comme chez les Pucerons, contrairement à l'opinion de JORDAN pour *Parthenothrips dracaenae* et d'autres auteurs, parmi lesquels, récemment, POMEYROL, qui, à la suite de ses recherches cytologiques sur *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché, avait cru pouvoir conclure à une telle parthénogénèse chez les Thysanoptères.

9° Dans les espèces étudiées, nous avons constaté seulement l'existence d'une parthénogénèse télytoque constante qui peut être exclusive chez *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché et prépondérante chez *Taeniothrips inconsequens* Uzel.

Chez *Parthenothrips dracaenae* et *Aptinothrips rufus* Gmelin, il y a également une parthénogénèse constante télytoque pour une partie des femelles, les autres se reproduisant par sexualité.

RECHERCHES CYTOLOGIQUES

Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire et formation des chromosomes.

A. — Historique.

L'évolution du complexe nucléolaire, l'origine et le rôle de cet élément, ont fait l'objet de remarques importantes par tous les auteurs s'occupant des phénomènes de maturation dans les cellules sexuelles.

Il existe sur cette question un très grand nombre de travaux ; nous ne donnerons ici que les idées les plus importantes émises par leurs auteurs, car une analyse complète et détaillée nous entraînerait trop loin.

EIMER étudie en 1872 l'œuf des Reptiles. Il voit dans la vésicule germinative d'un *Lacerta*, aux premiers stades, des nucléoles groupés appartenant à un seul type, tandis qu'ils sont de deux catégories dans les mêmes œufs à un stade plus avancé : à la périphérie se trouvent de grands nucléoles très nombreux et, dans le reste de la vésicule, de plus petits, qui sont même disposés en rangée autour des grands. Chez une *Testudo*, il distingue aussi deux types de nucléoles : les plus petits sont centraux et homogènes, tandis que les grands sont périphériques, en contact avec la membrane, et vacuolaires.

Les descriptions d'EIMER ont été confirmées par LUDWIG en 1874 et par MAX BRAUN en 1877.

BALFOUR, en 1878, étudie l'œuf des Elasmobranches et trouve, dans la vésicule germinative, deux stades au cours de l'évolution des nucléoles : parfois, il sont vers la périphérie de la vésicule germinative, parfois ils sont groupés et situés d'un même côté de la vésicule. Cet auteur pense que les nucléoles sont formés de la même substance que le réseau.

O. HERTWIG, en 1878, reconnaît au contraire, dans le noyau, deux substances différentes, une nommée par lui la nucléine et une autre la paranucléine, celle-ci constituant notamment la substance des nucléoles.

R. HERTWIG considère les nucléoles comme le centre d'activité du noyau. Par contre, BRANDT, en 1878, ayant constaté la présence de nucléoles à forme amiboïde, croit que la phase d'activité correspond à leur disparition.

FLEMMING, en 1882, donne le nom de chromatine à la substance qui se colore plus fortement dans le noyau. Il considère les nucléoles comme différents de la chromatine et nomme pseudo-nucléoles les petites granulations situées aux nœuds du réseau.

CARNOY, en 1884, décrit trois sortes de nucléoles : 1° les *nucléoles nucléiniens*, qui ont pour origine la chromatine ; 2° les *nucléoles noyaux* ; 3° les *nucléoles plasmiques* sans chromatine. En 1885, il ajoute encore un autre type, les *nucléoles mixtes*, formés des nucléoles mélangés de la première et de la troisième catégories.

WILL, en 1884, observe des migrations de nucléoles dans le cytoplasme, en quelque sorte par un processus de bourgeonnement de la vésicule germinative : de petits nucléoles se transforment ainsi, d'après cet auteur, en grains de vitellus, tandis que les grands nucléoles donnent les noyaux vitellins.

O. SCHULZE, en 1887, étudie les œufs de *Molge (Trito)* et de *Rana*. Il ne voit dans la vésicule germinative de l'œuf à un stade avancé que du suc nucléolaire et des nucléoles, mais pas de filaments chromatiques.

La migration des nucléoles est signalée aussi par LEYDIG en 1888 et, dans la même année par SCHARFF pour l'œuf des Poissons osseux.

RUCKERT, en 1892, étudie les transformations de la vésicule germinative des œufs de *Scyllium Pristiurus* et de *Torpedo*. Il trouve dans les œufs jeunes beaucoup de nucléoles très petits et situés à la périphérie. En même temps, dans la vésicule germinative, se trouvent des chromosomes : il en compte 28-30, disposés par *dyades* résultant sans doute d'une division longitudinale des chromosomes. Ensuite, les nucléoles deviennent de plus en plus grands et nombreux : ils se groupent dans la vésicule germinative vers le pôle germinal de l'œuf, puis une partie est expulsée et une autre se dissout dans le suc nucléaire. L'auteur conclut à la persistance du réseau chromatique pendant toute la phase d'accroissement de l'œuf et à l'indépendance des nucléoles du réseau chromatique.

BORN, en 1892, admet, comme RUCKERT, pour la vésicule germinative des Amphibiens, l'indépendance des nucléoles : d'après lui, ils ont comme origine le réseau chromatique de l'ovule primordial, dont ils dérivent directement, et non des chromosomes. En 1894, cet auteur, travaillant sur l'œuf de *Triton toeniatus*, confirme ses premiers résultats.

JORDAN, en 1893, dit que les nucléoles forment des chromosomes par fragmentation, mais non par désagrégation. Les substances deutogénétiques formées dans la vésicule germinative résulteront peut-être de l'agencement des nucléoles et seront expulsées ensuite dans le vitellus.

FICK, en 1893, accorde aux nucléoles le rôle de réserves nutritives.

CUNNINGHAM, en 1895, étudiant l'œuf ovarien des Poissons osseux, n'admet pas, contrairement à SCHARFF (1888), l'expulsion des nucléoles de la vésicule germinative dans le vitellus.

HAECKER (1893-1895) compare la maturation des œufs de Copépodes à celle des œufs de Triton et il trouve que la substance nucléolaire est une substance de déchet, un résidu de la chromatine qui est expulsé dans le vitellus. D'après cet auteur, dans les œufs riches en vitellus qui ont une

segmentation discoïdale ou superficielle (c'est le cas de beaucoup d'insectes), on observe de nombreux nucléoles, tandis que, dans les œufs pauvres en vitellus, on constate la présence d'un seul et grand nucléole.

HENNEGUY, dans son travail intitulé : « Leçons sur la cellule », paru en 1896, conclut à la présence du réseau chromatique dans la vésicule germinative pendant toutes les modifications qu'elle subit à la phase d'accroissement et aussi à l'identité des nucléoles des œufs riches en vitellus avec de vrais nucléoles, à cause de leur affinité pour différents colorants : la safranine, le violet de gentiane, la fuchsine, etc..., et à cause de leur expulsion dans le vitellus.

CARNOY et LEBRUN, en 1898, étudient la vésicule germinative chez les Batraciens. Le boyau nucléinien est typique et apparaît de bonne heure dans les ovocytes ; à ses dépens, se forment les premiers nucléoles, les nucléoles primaires, qui passent par une phase de résolution, donnant alors des figures très variées. Une partie de ces nucléoles formeront les nucléoles secondaires. Donc, le boyau est une forme de passage ; après la résolution en masse, il ne reste dans la vésicule que des nucléoles primaires et secondaires : à partir de cette époque, dit l'auteur, l'élément nucléinien se confond avec les nucléoles et toutes les figures du noyau, jusqu'à la cinèse de maturation, sont d'origine nucléolaire.

Les nucléoles secondaires subissent une nouvelle résolution ; quelques-uns persistent pour donner la troisième génération de nucléoles qui subiront à leur tour une résolution et dont une partie va donner les chromosomes. L'auteur conclut à la présence de deux sortes de nucléoles : nucléiniens et plasmatiques. Les premiers rempliraient les fonctions de véritables nucléoles et les seconds auraient pour rôle de mettre en mouvement le cytoplasme et le caryoplasme. Le rôle des nucléoles de Batracien est double : ils remplissent la fonction de réserves nutritives et, en même temps, ils fournissent l'élément nucléinien typique, les chromosomes aux cinèses polaires.

En 1898, MONTGOMERY étudie l'œuf de quelques Invertébrés. Les nucléoles, d'après lui, ne tirent aucune substance de la chromatine et même ils ont une origine extra-nucléaire : c'est une substance semblable au vitellus, qui passe du cytoplasme dans le noyau et prend là la forme de nucléole. MONTGOMERY tire ces conclusions à cause de la propriété qu'ont ces nucléoles de se colorer comme le vitellus et aussi parce qu'ils se trouvent à la périphérie du noyau.

En 1898, HERTWIG, également, dit que les nucléoles proviennent d'une transformation progressive de la chromatine et qu'ils servent à la formation des chromosomes.

BOHNING (1898) fait des recherches sur la vésicule germinative des Némertiens. Ses observations sur les nucléoles rappellent les résolutions nucléolaires décrites par CARNOY et LEBRUN pour les Batraciens ; il voit dans

les nucléoles plusieurs substances diversement colorables dont une comme la chromatine. Pour cet auteur, la résolution des nucléoles après formation de la substance de sécrétion a pour but de régénérer la substance chromatique : les nucléoles sont, d'après lui, des matériaux de réserve pour la chromatine.

CUNNINGHAM, dans un nouveau travail sur les Poissons osseux, décrit des chromosomes plumeux et des nucléoles périphériques, qui se rapprochent peu à peu du centre des chromosomes. Il pose, sans y répondre, la question de savoir si ce sont des réserves nutritives ou s'ils se transforment en chromosomes.

Dans le mémoire de SCHMIDT (1898), nous trouvons une étude sur l'ovaire des Sélaciens. L'expulsion, par bourgeonnement, des nucléoles de la vésicule germinative dans le vitellus est décrite.

W. FULTON pour les Poissons osseux, comme CUNNINGHAM, voit la formation des nucléoles aux dépens de la chromatine et ensuite leur transformation en granules de chromatine. Les nucléoles, d'après FULTON, sont probablement dans la vésicule germinative le centre du métabolisme pour la croissance de l'œuf.

En 1900, M. BOUIN étudie les œufs de Batraciens; pour la vésicule germinative de *Rana temporaria* et en ce qui concerne les nucléoles, il confirme les idées de CARNOY et LEBRUN, mais pour les nucléoles nucléiniens il pense qu'une seule substance concourt à la formation de ces nucléoles aux dépens du boyau nucléinien ; ils prendront naissance dans la partie basophile du boyau chromatique. Les nucléoles vrais, d'après lui nucléoles plasmatiques, proviennent de la disparition du réseau acidophile.

KOHLBRÜGGE (1901), étudiant le développement de l'œuf chez les Reptiles, voit une expulsion en masse des nucléoles de la vésicule germinative de *Mahnia fasciata*.

En 1902, LUBOSCH, travaillant sur un Triton, arrive aux résultats suivants : les nucléoles tirent leur origine de la charpente du noyau et les chromosomes proviennent directement des nucléoles. Le réseau nucléaire ne disparaît pas complètement et il ne voit pas d'expulsion de nucléoles dans le cytoplasme.

BERGMANN, en 1902, signale la présence de nucléoles vacuolaires dans la vésicule germinative de *Sepiola Rondeletti* et de *Eledone moschata*.

En 1903, RHODE, dans son travail sur la structure de la cellule, distingue dans le noyau deux sortes de corps : des nucléoles et des corps nucléiniens ; ces derniers sont riches en phosphore dans les cellules jeunes et deviennent moins riches dans les cellules âgées et dans les ovules : ils sont à l'état de microsomes et de macrosomes. Les nucléoles peuvent ou non avoir de la nucléine et, quand ils renferment cette substance, ils peuvent être plus ou moins riches en phosphore. Les nucléoles nucléiniens proviennent soit de

macro, soit de microsomes. Il décrit également la transformation des nucléoles en chromosomes barbelés.

HARPER (1904) considère le nucléole de la vésicule germinative de Pigeon comme formé par l'agrégation des nœuds du réseau et dit avoir vu le déroulement d'un nucléole pour former un filament chromatique.

SCHMIDT (1904), étudiant l'œuf de Protée, conclut à la disparition du réseau chromatique dans la vésicule germinative et à sa transformation en deux substances, l'une qui remplit tout le noyau sous la forme de petites granulations — l'oxychromatine — l'autre qui constitue les nucléoles — la basichromatine.

LUBOSCH (1904), dans un travail sur la morphologie de l'œuf de Lamproie décrit la structure du nucléole et de la vésicule germinative. Il voit aussi deux substances dans le noyau : l'une, la basichromatine, donnerait, d'après lui, la paroi du nucléole, quelques fragments éparpillés et une partie des petits corpuscules périphériques ; l'autre, l'oxychromatine, qui serait la substance nucléaire d'HERTWIG, formerait le contenu des vacuoles nucléolaires, quelques corpuscules périphériques, et serait en outre répandue dans toute la vésicule germinative sous la forme de très petites granulations.

CERRUTI a observé, en 1905, dans la vésicule germinative de quelques Vertébrés les résolutions nucléolaires décrites par CARNOY et LEBRUN. Il a vu un phénomène de résolution qu'il appelle le *poliabema*, dans lequel un nucléole nucléinien donne naissance à un filament granuleux et celui-ci, à son tour, à des anses chromatiques divergeant d'un pôle central ; les anses se séparent ensuite pour donner des filaments chromatiques libres ; il conclut donc à la transformation directe des nucléoles en chromosomes.

MARIE LOYEZ (1905-1906) publie un important travail sur l'évolution des œufs riches en vitellus. Elle suit le développement de la vésicule germinative dans laquelle elle observe un réseau chromatique qui se maintient pendant toutes les transformations subies par la vésicule germinative. Les nucléoles en grand nombre constituent l'appareil nucléolaire qui évolue constamment. Plusieurs générations de nucléoles apparaissent, dont chacune est suivie d'une résolution. L'auteur n'admet pas les données de CARNOY et LEBRUN, qui ont été confirmées par CERRUTI pour les Vertébrés.

La formation des nucléoles à partir des chromosomes est possible, dit l'auteur, car tous les filaments chromatiques forment des granulations qui se détachent ensuite ; mais, dès le début, ces granulations présentent des réactions différentes vis-à-vis de certains colorants. Les nucléoles s'accroissent, se multiplient et s'adaptent à une autre fonction, peut-être nutritive. Les nucléoles paraissent être le résultat d'une transformation de la chromatine qui éliminerait ainsi une substance spéciale. Un certain nombre de ces nucléoles peuvent être considérés comme des déchets résultant de l'épuration de la chromatine, mais il n'est pas douteux qu'ils jouent un rôle actif

dans la vie de l'ovule. En tous cas, d'après M. LOYEZ, il n'y a pas transformation des nucléoles en chromosomes ; ces deux substances coexistent à tous les stades : pendant qu'une série de nucléoles est en voie de disparaître, une autre se forme. L'auteur conclut que les chromosomes et les nucléoles sont des éléments différents. Dans les vésicules germinatives jeunes, le passage des éléments de celles-ci dans le cytoplasme est possible, tandis que plus tard les échanges se font seulement par osmose.

D'après CAROLINE MC. GILL (1907), dans les vésicules germinatives de *Plathemis lydia*, le nucléole est en partie basophile et en partie oxyphile ; d'après cet auteur, seul le nucléole oxyphile aurait le pouvoir de se multiplier.

Chez *Anax junius*, il y a aussi des nucléoles doubles, dont la partie basophile proviendrait de la chromatine et serait un centre d'activité métabolique, grossissant à la télophase lorsque les chromosomes se dissolvent.

JANSSENS et JOSEPH WILLEMS, en 1908, étudiant la spermatogénèse dans *Alytes obstetricans*, divisent les nucléoles en trois catégories : 1° des chromoplastes qui sont des nucléoles prenant leur origine dans les chromosomes. Ils se constituent à la télophase, par une sorte d'exsudation de la matière nucléinienne de l'intérieur des chromosomes ; leurs dimensions sont variables et ils apparaissent aux points d'entrecroisement des chromosomes. L'auteur cite comme exemples les chromoplastes de *Batrachoseps* de JANSSENS. La matière des chromoplastes rentre toujours dans les chromosomes au moment de leur épaississement ou prophase. 2° Des nucléoles vrais, dont l'origine est indépendante des chromosomes. Il les divise en deux catégories : a) les *nucléoles plastiniens* ou acidophiles, qui ne renferment que de la plastine basique ; b) les *nucléoles mixtes*, qui renferment de la nucléine acide et de la plastine basique et se divisent eux-mêmes en deux séries. 3° Des nucléoles *chromosomo-plastiniens*, qui dérivent en partie des chromosomes et en partie du protoplasma. Le type de cette sorte de chromosomes serait le « plasmosome » des cellules nerveuses de HAVET et le nucléole de *Spirogyra* décrit par BERGHS.

FRASER et SNELL ont montré en 1911 que le nucléole fournit le matériel colorable, nécessaire au double filament chromatique.

SAEDELEER (1913), dans son étude sur l'ovogénèse d'*Ascaris megalocephala bivalens*, constate toujours la présence de nucléoles dans la vésicule germinative. Ces nucléoles sont de tailles différentes et leur degré de chromatocité est variable ; la forme la plus caractéristique est celle d'anneau, que l'auteur dit être une étape normale dans l'évolution de tous les nucléoles.

SCHURHOFF, en 1917, étudie le noyau des Liliacées. D'après lui, le nucléole est constitué de matières de réserve pour la substance colorable des chromosomes.

Les chromosomes apparaissent à la prophase sous la forme de filaments

et, comme les nucléoles, ils existent même quand ils ne prennent plus les colorants pendant toute la phase de grand accroissement de l'ovocyte.

VAN B. DE BAEHR (1920), dans son étude sur l'ovogénèse et la spermatogénèse de *Saccocirrus major*, dit qu'entre le stade pachytène et le moment de la formation de la plaque équatoriale, on voit les anses pachytènes se colorer de moins en moins et à la fin disparaître : au contraire, le nucléole, dans le même temps, devient de plus en plus visible, s'accroît et lorsque les dyades commencent à se former, le nucléole se vacuolise et est en voie de disparaître.

DE LITARDIÈRE (1921) croit que les nucléoles proviennent tout au moins en partie, des chromosomes et qu'ils représentent une substance destinée à rigidifier les chromosomes.

KOVALSKY, en 1924, étudiant les phénomènes d'ana et de catachromase dans les autosomes et dans l'hétéro-chromosome des cinèses spermatogoniales de deux Orthoptères, dit qu'à la télophase la matière chromatique ne passe pas dans les éléments nucléolaires et qu'à la prophase la substance du nucléole ne concourt pas à la reconstitution des chromosomes.

VAN CAMP G. M., en 1924, étudiant les caryocinèses somatiques de *Clivia minuta*, voit à l'interphase, dans le noyau des cellules du méristème deux substances : la première, acidophile et sidérophile, constitue les nucléoles, et la seconde, basophile et sidérophile, forme la chromatine. A la prophase, les cordons chromatiques se mettent en liaison avec les prolongements des nucléoles et, au fur et à mesure que les chromosomes grossissent et ont une sidérophilie plus accentuée, les nucléoles dégénèrent. L'auteur conclut à la formation des chromosomes aux dépens des nucléoles. Les chromosomes contiennent au moins deux substances : une substance nucléaire et une substance nucléolaire. A la télophase, la reconstitution des nucléoles se ferait par une sorte de ségrégation en gouttelettes de la substance nucléaire ; dans les noyaux au repos, ces deux substances, nucléaire et nucléolaire, sont séparées.

D'après BARANOW (1925), lors de la prophase, le noyau de *Galtonia candicans* contient deux nucléoles qui se soudent ensuite. A la dyacinèse, une paire de chromosomes s'appuie au nucléole et ensuite se produit une fragmentation du nucléole.

A. KOCH (1925), étudiant la morphologie au cours de la période d'accroissement des œufs de Chilopodes, remarque des échanges très actifs entre le noyau et le cytoplasme, échanges auxquels prennent part les nucléoles. De la zone périnucléaire, des fragments se détachent et tombent dans le vitellus pour former les noyaux vitellins qui donnent naissance aux graisses et au vitellus.

En 1926, M. LENOIR publie un travail sur la cellule, la biologie, les relations des chromatines et leurs rapports entre elles. Il trouve deux sortes

de chromatines : la chromatine réticulaire ou *réticuline*, qui est la chromatine des auteurs, et la chromatine nucléolaire ou *nucléoline*, qui imprègne tout au moins la masse du nucléole. D'après leurs affinités tinctoriales, les deux substances sont distinctes. La linine forme la charpente du réseau nucléaire aux nœuds duquel se trouvent des granules de réticulo-chromatine. A la prophase, la réticuline se répand dans tout le réseau de linine et les chromosomes sont formés par une substance de linine, imprégnés de nucléoline et couverts en totalité par une couche mince de réticuline.

D'après l'auteur, le nucléole est le produit de l'activité des chromosomes télophasiques. Il distingue trois catégories de nucléoles : 1° le *nucléole chromatinien*, qui est une goutte de chromatine pure ; 2° le *nucléole chromolinien* ou *plastinien*, qui est de même nature que le précédent, mais qui a un substratum lininien provenant du substratum chromosomique. Ce nucléole se colore comme les chromosomes ; 3° les nucléoles *chromoplastiniens*, qui sont déchromatinisés.

LENOIR a constaté la formation des chromosomes aux dépens des granulations réticulo-nucléoliniennes, mais il ne dit pas si le nucléole prend part à la formation des chromosomes.

La réticuline est un produit de dégradation résultant de la combinaison de la nucléoline avec les premiers apports du cytoplasme ; une dégradation plus avancée donnerait le suc nucléolaire. La production nouvelle de chromatine est faite par les chromosomes à l'époque de tassement télophasique ; en raison de cette production, il y a déchromatinisation des nucléoles à la télophase.

Egalement en 1926, M. SENJANINOVA voit, pendant les mitoses somatiques de *Ranunculus arvensis*, les nucléoles jouer un rôle très important en ce qui concerne la formation des chromosomes. Deux corpuscules ou *trabantes* d'abord reliés au nucléole se rattachent ensuite aux chromosomes ; le nucléole disparaît lorsque le noyau se prépare pour la mitose.

R. G. MOSELLA (1926) observe chez *Lacerta muralis* que les nucléoles subissent des modifications importantes au double point de vue chromosomique et morphologique ; ils ont une grande importance dans le métabolisme cellulaire : au début, ils sont basophiles et deviennent plus tard acidophiles ; ce sont des centres véritablement actifs, où se forment probablement des substances qui diffusent ensuite dans l'ovocyte.

M. S. SARDINIER (1927), dans un travail sur l'ovogénèse de *Limulus polyphemus*, note les faits suivants : après les divisions goniales, les cellules femelles de *Limule* ne contiennent pas de nucléoles. D'après l'auteur, il aurait une origine extra-nucléaire et se formerait par la confluence des gouttelettes qui apparaissent dans le cytoplasme au voisinage de la membrane nucléaire et qui passent ensuite dans le noyau.

Pendant la phase d'accroissement, le nucléole est très actif et produit

des substances riches en phosphore, qui passent dans le cytoplasme, où elles sont utilisées à la synthèse du vitellus. Le nucléole est l'élément le plus riche en phosphore. L'appareil de Golgi et le chondriome apparaissent après la formation du nucléole et peuvent être interprétés comme un surplus de matière phosphorée identique au nucléole, mais restant dans le cytoplasme.

A. DEHORNE et C. HOSSELET (1928) constatent, à une certaine phase dans les cellules séricigènes de *Phryganides*, l'apparition dans le noyau de nucléoles qui passent dans le cytoplasme, vers la base de la cellule, puis qui se transforment en chondriome.

Les nucléoles, lors de leur expulsion dans le cytoplasme, se colorent par le rouge-neutre ; après, ils se modifient et prennent le vert Janus.

J. MC. A. KARTER, en 1928, dans les noyaux des cellules somatiques et sexuelles du Rat, trouve que les nucléoles, chromatiques ou autres, proviennent des chromosomes à la télophase.

D'après PH. JOYET-LAVERGNE (1928), le nucléole et le chondriome peuvent avoir entre eux, non seulement des rapports d'échanges figurés, comme le même auteur l'a montré pour les Grégarines, mais il semble exister une parenté chimique entre eux. Ils ont les mêmes pouvoirs réducteurs ou oxydants suivant le milieu chimique, et il semble que l'on doive attribuer ces caractères aux propriétés chimiques du glutathion, dont il a constaté la présence dans le nucléole et dans le chondriome.

J. HIRSCHLER, en 1929, montre les relations étroites entre le nucléole et l'appareil de Golgi dans les noyaux des spermatocytes de Lépidoptères. Suivant cet auteur, les nucléoles sont en étroite relation avec la partie intracytoplasmique du résidu fusorial. Le nucléole livrerait à ce résidu des substances nucléaires aux dépens desquelles s'élaboreraient l'appareil de Golgi et le vacuome.

Dans les noyaux de spermatocytes de *Palomena viridissima* existent, d'après HIRSCHLER, trois nucléoles : deux nucléoles acidophiles et un troisième basophile, qui est en contact avec l'appareil de Golgi, auquel il a donné vraisemblablement naissance. Il compare ce nucléole basophile au nucléole hémisphérique de spermatocytes de Lépidoptères, à cause de l'identité de leurs caractères.

Donc, sous le nom de nucléoles, les auteurs ont décrit des formations qui se trouvent dans le noyau, particulièrement à l'état de repos et dont l'origine, la nature et l'évolution paraissent être différentes.

Ces nucléoles peuvent être formés par une seule substance ou deux substances différentes et, dans ce cas, on a affaire aux « nucléoles doubles » décrits par O. HERTWIG, HERMANN, MONTGOMERY, OBST, GUENTHER, CAROLINE MAC GILL, etc...

D'après l'origine, la nature et le rôle de ces éléments, on les a divisés

en plusieurs catégories désignées par des noms différents : ce sont les nucléoles nucléiniens, les nucléoles plasmatiques et les nucléoles mixtes de CARNOY.

JANSSENS et JOSEPH WILLEMS décrivent également plusieurs sortes de nucléoles : des chromoplastes (par exemple les chromoplastes de *Batrachoseps*, les nucléoles vrais, qui se divisent à leur tour en nucléoles plastiniens et nucléoles mixtes ; enfin, des nucléoles chromoso-plastiniens qui appartiendraient au type du « plasmosome » des cellules nerveuses de HAVET et du nucléole de *Spyrogira* décrit par BERGS.

LENOIR distingue aussi trois catégories de nucléoles : les nucléoles chromatiiniens, les nucléoles chromo-lininiens ou plastiniens et les nucléoles chromo-plastiniens.

A. DEHORNE et HOSSELET donnent le nom de nucléo-rouge à une partie des nucléoles des cellules séricigènes des Phryganides.

Citons ensuite le nucléole des végétaux inférieurs, celui des Protistes, notamment, qui a été appelé « caryosome » et qui paraît être constitué d'après l'école allemande (HERTMANN), par la chromatine du noyau, ayant au centre « un centriole » très réduit, un second noyau, formé d'une autre variété de chromatine.

Dans certains Protistes, ces caryosomes peuvent se multiplier et alors HERTMANN les compare aux chromosomes des végétaux supérieurs

B. — Matériel et Technique.

Matériel. — Notre étude cytologique a porté sur les espèces qui ont fait l'objet de nos remarques biologiques, car c'est seulement à la suite de ces observations que nous avons commencé nos recherches cytologiques.

Cette étude, notamment, exige des espèces que l'on puisse trouver pendant une grande partie de l'année et en abondance pour parer aux difficultés de la technique par suite de la très grande richesse des œufs en vitellus.

Technique. — Les fixateurs que nous avons utilisés sont les suivants :

- 1° Bouin Duboscq-Brasil ;
- 2° Bouin-Hollande alcoolique (1) ;
- 3° Liquide fixateur de Gilson ;
- 4° Gilson Petrunkevitch ;
- 5° Liquide fixateur de Carnoy ;
- 6° Mélange de Garothers ;
- 7° Liquide de Zencker.

(1) Formule modifiée et employée par M. RODE dans son travail : P. RODE, Recherches sur l'organe sensoriel latéral des Téléostéens. (*Bull. Biol. Fr. et B.*, 1929, f. 1.)

Pour faciliter la pénétration des fixateurs, nous enlevons la tête, souvent avec le prothorax et les derniers anneaux abdominaux : cette opération se fait en plaçant les insectes vivants dans quelques gouttes du fixateur choisi, déposées dans un verre de montre. Après avoir été coupées, les pièces sont passées dans le bain définitif du même fixateur.

Les fixateurs à base d'acide picrique, comme le Duboscq-Brasil, le mélange de Garothers et le Bouin-Hollande alcoolique, tel qu'il a été employé par M. RODE dans son travail sur l'organe sensoriel latéral des Téléostéens, nous ont donné seulement des résultats médiocres. Pourtant, il est juste de dire que le Bouin-Hollande alcoolique est, de tous les fixateurs à base d'acide picrique, celui qui nous a donné les résultats les moins mauvais.

Les fixateurs à base de sublimé corrosif présentent l'inconvénient de nécessiter un lavage très soigné à l'alcool iodé.

Le liquide de Gilson modifié par Petrunkewitch, nous a donné d'excellents résultats pour fixer les œufs se trouvant sous l'épiderme des feuilles après la ponte.

Les meilleurs résultats que nous ayons obtenus l'ont été avec le fixateur de CARNOY fraîchement préparé, juste au moment de l'emploi.

Nous laissons agir ce fixateur pendant le temps strictement nécessaire pour que la pénétration soit complète, c'est-à-dire d'une heure à une heure et demie. Si les pièces restent plus longtemps dans ce liquide, elles deviennent cassantes et le vitellus, particulièrement, se transforme en poussière sous le tranchant du rasoir.

Les pièces sont ensuite passées dans l'alcool absolu, où elles séjournent douze à quinze heures, puis, pour assurer une bonne déshydratation et une désalcoolisation complète, opérations tout à fait indispensables pour obtenir de bons résultats, nous employons, après l'alcool absolu, l'essence de cèdre en deux bains successifs, pendant au moins vingt-quatre heures. D'ailleurs, les pièces peuvent séjourner dans l'essence de cèdre pendant très longtemps sans inconvénients.

Toujours pour assurer une bonne déshydratation, nous avons utilisé également l'alcool amylique et l'alcool butylique.

Nous avons fait toutes nos inclusions dans la paraffine. La méthode de double inclusion paraffine-celloïdine ne nous a pas donné de résultats satisfaisants et les pièces ainsi préparées ont été même inutilisables.

Technique de coloration. — Les colorations qui ont été employées sont les suivantes :

Hémalun-éosine ;

Trichromique de Ramon y Cajal ;

Double coloration de Hollande ;

Malory ;

Hématoxyline ferrique de Heidenhaim ;

Coloration de Kull.

Les meilleurs résultats nous ont été donnés par l'hématoxyline ferrique et presque tous nos dessins ont été exécutés d'après les préparations traitées par cette méthode, car les éléments de la vésicule germinative des œufs de Thysanoptères sont souvent très entassés et, seule, cette coloration nous a permis de distinguer les contours des différentes figures que présente l'appareil nucléolaire pendant son évolution très complexe.

Si, pour la topographie, les résultats sont excellents, par contre, au point de vue de l'interprétation de la nature des éléments observés, les résultats sont moins bons.

La double coloration de Hollande et surtout la méthode de Kull nous ont permis de distinguer dans la vésicule germinative les éléments basophiles des éléments acidophiles. Ainsi les nucléoles se colorent en rouge vif, tandis que les chromosomes ne prennent pas ce colorant. Malheureusement, la coloration de Kull ne réussit pas souvent et elle ne peut pas être employée après tous les fixateurs. Pour les coupes en série, elle présente l'inconvénient d'être inconstante : aussi, sur une même lame, certaines coupes sont-elles bien colorées, d'autres pas du tout et on ne peut pas toujours suivre dans ces conditions tous les éléments d'une même série.

La coloration de Malory nous a donné également de bonnes préparations, mais moins nettes que celles colorées à l'hématoxyline ferrique-éosine.

Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire et formation des chromosomes chez *Parthenothrips dracaenæ* Heeger.

Dans les gaines ovariques de *Parthenothrips dracaenæ* Heeger, nous n'avons jamais eu l'occasion d'observer des divisions goniales. Les ovules qui sont placés à l'extrémité de la gaine sont à l'état d'ovocytes : ils paraissent être dans une phase proche de la dernière division goniale ; dans les gaines, les cytes sont à ce stade, disposées sur deux ou trois rangées, tandis que, plus tard, nous les trouvons l'une au bout de l'autre.

Les ovocytes ont alors un noyau très grand par rapport au cytoplasme disposé en très mince couche périphérique. Dans le noyau on distingue des nucléoles en nombre variable, de un à cinq, et de courts cordons de chromatine, les chromosomes, qui ont pris part à la dernière division goniale. Ces chromosomes ont la forme de bâtonnets légèrement courbés,

situés plutôt à la périphérie du noyau et en nombre variable, du fait que leur résolution est déjà commencée. Les ovocytes qui se trouvent vers l'extrémité de la gaine ont un seul nucléole de petite taille ; ceux qui suivent, sur deux ou trois rangées, ont trois, quatre ou même cinq petits nucléoles (fig. 1, pl. I).

Les différences dans les affinités tinctoriales de ces deux éléments permettent de les distinguer aisément. Par l'hématoxyline au fer, ces deux éléments se colorent, mais au moment de la différenciation, les chromosomes retiennent moins le colorant que le nucléole et, si cette opération est poussée plus loin, le nucléole seul reste noir. Par la fuchsine acide, le nucléole se colore en rouge vif, tandis que les chromosomes ne se colorent pas.

Nous avons pu suivre le développement de ces deux éléments au cours de l'évolution de la vésicule germinative. Les chromosomes de l'ovocyte se transforment en petites granulations : les uns disparaissent par dissolution dans le caryoplasme, les autres restent sous la forme de grumeaux de chromatine qui sont situés à la périphérie de la vésicule germinative et se maintiennent à peu près pendant toute la phase d'accroissement de l'ovocyte. En même temps, les nucléoles, dont le nombre est alors au maximum, vont se réunir pour former un seul et gros nucléole, qui s'accroît jusqu'à occuper à peu près toute la vésicule germinative : sa forme est plus ou moins sphérique ; quelquefois sa surface présente des mamelons (fig. 9, pl. I).

La croissance, au début trop rapide, de ce nucléole, se produit au moment de la résolution des chromosomes et paraît être alors le résultat du passage d'au moins une partie de la matière qui constituait les chromosomes. Cet accroissement se produit après ce stade sous l'influence du puissant métabolisme de l'œuf, dont le centre d'activité est la matière nucléolaire.

Dans les ovocytes, dont le noyau est à une phase très avancée, nous avons pu mettre en évidence les faits suivants : sur des préparations traitées à l'hématoxyline ferrique et pour lesquelles la différenciation a été poussée jusqu'à décoloration complète de la matière chromosomique, le nucléole se décolore partiellement et les parties intensément colorées ont des contours très nets. Parfois on observe au centre (fig. 3 et 7, pl. I), une tache moins colorée et, dans ce cas, nous avons l'impression que la matière nucléolaire primitive est disposée en une couche mince à la périphérie, tandis que le centre de la sphère est occupé par des matières semblables à la matière chromosomique.

Toujours sur des préparations très différenciées, on observe quelquefois des régions décolorées dans la couche périphérique du nucléole qui se présente alors comme une sphère dont le centre et des parties de la zone

superficielle sont incolores. Dans les fig 4, 5, 6 et 7, pl. I, nous pouvons voir de semblables aspects du nucléole.

Sur des coupes colorées à la fuchsine acide anilinée et au bleu de toluidine, nous avons eu l'occasion d'observer de très grands nucléoles paraissant formés d'une mosaïque de morceaux colorés en rouge intense, tandis que la substance de liaison est moins colorée et paraît plutôt bleu clair (fig. 7, pl. I).

Il existe donc dans ces gros nucléoles deux substances de pouvoirs tinctoriaux différents, l'une semblable à la matière chromosomique, l'autre à la substance nucléolaire.

Jusqu'à ce stade, la croissance de la vésicule germinative a été plus considérable que celle du cytoplasme, mais le rapport des croissances de ces deux éléments n'est pas constant : bientôt les ovules grossissent beaucoup et le rapport des croissances du cytoplasme et du noyau est inversé. Les granulations du vitellus deviennent très nombreuses et prennent petit à petit la place du cytoplasme, qui disparaît ainsi à un stade avancé.

La vésicule germinative est alors très petite ; elle cesse de s'accroître, devient excentrique et, à la fin, elle se trouve au contact de la gaine ovarique. Cette vésicule germinative est aplatie ; sa surface n'est pas lisse et présente des saillies, des prolongements, entre les grains de vitellus.

FORMATION DES CHROMOSOMES. — La phase d'accroissement du nucléole est suivie par une phase de résolution et par la formation des chromosomes : des fragments plus ou moins arrondis, parfois anguleux, se détachent du nucléole et tombent dans le suc nucléolaire, où ils émettent des prolongements qui s'allongent progressivement, tandis que disparaît le fragment qui leur a donné naissance (fig. 10, 11 et 12, pl. I). Ainsi se forment de courts bâtonnets, les chromosomes, qui subissent immédiatement des transformations. Il nous semble que les parties détachées des nucléoles qui ont contribué à l'élaboration des chromosomes sont des substances post-formées dans la vésicule germinative par l'activité de la matière nucléolaire primitive et des matières chromosomiques primaires. Comme les bâtonnets, les fragments qui leur ont donné naissance ne se colorent pas à la fuchsine acide ; seules, certaines parties du nucléole, de formes très variées, sont colorées en rouge vif (fig. 13 et 14, pl. I).

La méthode de coloration à l'hématoxyline ferrique nous a permis de faire des observations identiques sur des préparations normalement différenciées, c'est-à-dire dont la matière chromosomique reste encore colorée : nous pouvons voir le nucléole présenter des formes très différentes, qui rappellent le nucléole avant fragmentation sur des coupes très différenciées ; on voit alors des fragments ou des bâtonnets (fig. 16, 17 et 18, pl. I).

Si la différenciation est poussée jusqu'à décoloration de la matière chro-

matique, le nucléole est toujours d'un noir intense et il présente les mêmes figures que celles qui étaient colorées lorsque la préparation était moins différenciée ; ici, les fragments ou les bâtonnets qui en dérivent ne sont plus colorés (fig. 15 et 21, pl. I).

Pendant ce temps, les chromosomes se sont formés ; les courts bâtonnets issus des prolongements émis par les fragments qui se sont détachés du nucléole subissent au début de leur existence une division longitudinale : les bâtonnets résultants s'écartent à une extrémité, tandis que de l'autre ils restent accolés de telle sorte qu'au stade qui suit la division longitudinale, presque tous les chromosomes sont en forme de V. Peu à peu, les deux extrémités libres s'écartent encore plus et les deux branches tendent à se mettre dans le prolongement l'une de l'autre. A un stade encore plus avancé, lorsque les extrémités réunies se sont séparées, on peut observer deux bâtonnets parallèles (fig. 16, 18 et 19, pl. I).

Ces bâtonnets se déplacent pour former les dyades en croix qui prendront part à la première division de maturation. Ces dyades sont au nombre de 14 ou 15. Selon toute vraisemblance, nous admettrons qu'il y en a 15. Nos élevages de *Parthenothrips dracaenae* nous ont montré qu'il existait des femelles parthénogénétiques et d'autres se reproduisant par sexualité ; nous n'avons jamais observé de femelles présentant un nombre différent de chromosomes. Donc, il ne s'agit pas de femelles triploïdes. Pour les femelles parthénogénétiques, il y aura sûrement une seule division de maturation — division équationnelle — ou peut-être également division réductionnelle suivie d'un mécanisme d'auto-régulation.

La seule figure des divisions de maturation que nous ayons vue est la télophase. Dans chaque groupe nous avons pu compter aisément 15 chromosomes (fig. 20, pl. I).

CONCLUSIONS. — Les nucléoles primitifs de l'ovocyte de *Parthenothrips dracaenae* se groupent et forment un seul nucléole qui grandit pendant toute la phase d'accroissement de l'ovule. La résolution des chromosomes goniaux se produit de bonne heure. Quelques grumeaux de chromatine situés vers la périphérie de la vésicule germinative, souvent même accolés à la membrane nucléolaire, persistent. Ces derniers grumeaux disparaissent avant la formation des chromosomes. Au commencement, l'accroissement de la substance nucléolaire se produit à la suite d'un passage de matières chromosomiques résultant de la résolution des chromosomes. Après, le nucléole s'agrandit et emmagasine de nouvelles substances ; ces substances de seconde formation semblent différer des matières nucléolaires primitives par leur pouvoir tinctorial, tandis qu'elles paraissent semblables aux substances chromosomiques. D'ailleurs, ces corps ne se mélangent pas entre eux ; les substances nucléolaires forment en quelque sorte une charpente sur

laquelle sont accolées les substances élaborées, dont la disposition, dans certains cas, rappelle une mosaïque.

Au moment de la formation des chromosomes, des fragments se détachent, émettent des prolongements et donnent ainsi de courts bâtonnets qui, plus tard, formeront par division longitudinale les dyades du fuseau. Les fragments qui vont donner les chromosomes sont formés des matières élaborées ultérieurement, ainsi que des substances chromosomiques primaires.

En même temps que les chromosomes disposés déjà par dyades, la charpente du nucléole se trouve constituée et présente des aspects très variés ; la résolution de cette matière se fait peu à peu et les fragments qui en résultent sont de plus en plus petits. Il nous semble que la résolution complète ne se produit pas, car nous avons encore pu constater la présence des nucléoles à la télophase. Nous n'avons jamais eu l'occasion de voir une plaque équatoriale. Pour cette espèce, le nombre caractéristique des chromosomes est de 15 ou de 16. La première division que nous avons pu observer dans les œufs est équationnelle. A la télophase, avant que les chromosomes aient atteint les pôles, on peut voir à la périphérie deux nucléoles accolés.

Nous pensons que le nucléole a un rôle considérable dans le métabolisme de l'œuf, surtout en ce qui concerne l'élaboration des substances chromosomiques, grâce auxquelles la quantité de matière chromatique primitive augmente et permet ainsi les divisions de maturation. Dans les ovocytes de *Parthenothrips*, l'étape synaptique manque.

Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire et formation des chromosomes chez *Heliothrips hæmorrhoidalis* Bouché.

Sur la parthénogénèse de *Heliothrips hæmorrhoidalis*, nous avons le travail récent de M. POMEYROL.

Cet auteur ne peut distinguer les nucléoles des chromosomes dans les ovocytes jeunes, car il emploie un seul procédé de coloration, celui de l'hématoxyline au fer. Il suppose un complexe chromosomo-nucléolaire qui subit différentes transformations, dues peut-être à l'évolution très complexe de l'appareil nucléolaire. Il considère comme possibles plusieurs apparitions et disparitions successives des nucléoles, mais il ne donne pas de précisions. Le nombre des chromosomes définitifs — ceux du fuseau de maturation — serait d'après lui de 16.

Nos observations personnelles ont porté sur la vésicule germinative des ovocytes très jeunes se trouvant à l'extrémité de la gaine ovarique et nous avons pu suivre son évolution pendant toute la phase d'accroissement de

l'œuf. Nous avons tenté de continuer nos recherches sur l'évolution de la vésicule germinative dans l'œuf après la ponte, mais sans obtenir de résultats satisfaisants, parce que tous les œufs que nous avons pu observer se trouvaient à un stade très avancé avec le blastoderme déjà formé.

Le noyau des jeunes ovocytes est très gros. L'élément chromatique est représenté par des bâtonnets grêles et disposés à la périphérie du noyau ;

fréquemment, on peut voir ces chromosomes reposant contre la membrane nucléaire. Il existe un seul nucléole ; sa position dans la vésicule germinative est plutôt excentrique et sa forme, arrondie au début, devient, plus tard, allongée et arquée (fig. 1).

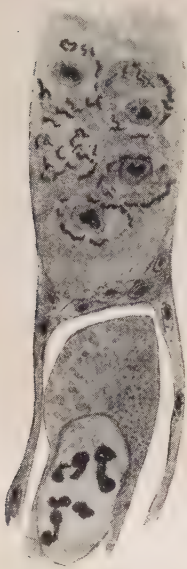


FIG. 1.

Extrémité d'une gaine
ovarique de *Heliothrips*
haemorrhoidalis Bouché.

Période I. — Dans les ovocytes plus développés, on peut observer trois, quatre ou même un plus grand nombre de nucléoles (fig. 2, *a* et *b*) ; mais les chromosomes, par contre, ne sont plus visibles ; ils se sont dissous dans le suc nucléolaire ou bien ils ont subi un changement dans leur constitution chimique et ils ne fixent plus le colorant. La première hypothèse nous semble la plus vraisemblable : l'accroissement trop rapide des nucléoles en volume et en nombre paraît être lié à cette dissolution de la matière chromosomique, qui passerait ainsi dans les nucléoles.

Ces nucléoles proviennent de fragmentations successives du nucléole primitif, qui s'est allongé, après avoir augmenté de volume sous l'influence de substances chromosomiques qui ont passé dans cet élément après la dissolution des chromosomes des gonies.

Nous pouvons assister, sur la figure 2, *c*, *d*, à l'évolution de ces nucléoles, aboutissant à une division : ils deviennent plus allongés, ont une forme plus courbée et les deux extrémités augmentent de volume, se séparant bientôt pour donner deux nucléoles. Cette division paraît résulter d'un très grand accroissement de la matière nucléolaire par accumulation de substances nouvelles ; arrivés à une taille relativement considérable, la tension superficielle devient plus faible et un nouvel apport de substances détermine la division de cet élément, tout en rendant possible une nouvelle accumulation de substances jusqu'à la division suivante.

Le nombre des nucléoles croît également beaucoup (fig. 4, *a*, *b*). Puis les nucléoles émettent des prolongements qui s'allongent pour donner des cordons, des anses nucléolaires (fig. 3). Nous pouvons voir souvent la

substance constituant une anse se retirer vers les deux extrémités et le cordon qui les réunit devenir moins colorable et peu à peu disparaître : deux anses se forment ainsi aux dépens d'une première et elles émettent à leur tour de nouveaux prolongements. Nous avons même pu voir des fragments de matière nucléolaire donner plusieurs prolongements en même temps.

Par leurs formations successives en cordons et par leurs divisions, les figures nucléolaires arrivent à être en très grand nombre dans la vésicule

germinative des ovocytes encore jeunes ; nous avons pu, en effet, observer un très grand nombre d'anses nucléolaires dans des œufs qui contiennent à peine quelques granulations vitellogènes (fig. 4, c, d¹, d², d³).

Les figures nucléolaires en bâtonnets plus ou moins courbés et entassés les uns sur les autres sont répandues dans toute la vésicule germinative. Sur nos préparations, nous observons le plus souvent cet état de la matière nucléolaire, sans doute par suite de la longue durée du stade correspondant.

A cette phase d'ailleurs, la vésicule germinative, qui s'accroît très vite au début, cesse de s'accroître : elle est de plus en plus aplatie, devient excentrique, puis gagne plus tard la périphérie de l'œuf ; la surface présente dans le vitellus des saillies très accentuées qui nous rappellent la vésicule germinative des ovocytes de *Parthenothrips dracaenae*. La formation de la substance vitellogène est très active. L'œuf emmagasinant des substances nutritives s'accroît beaucoup, tandis que la vésicule germinative reste à peu près de dimensions constantes.

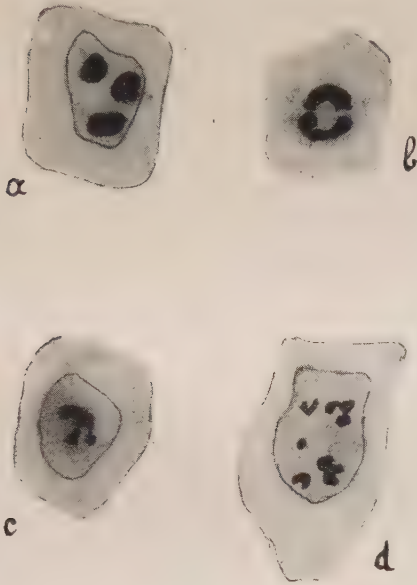


FIG. 2.

Divisions des nucléoles. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique. (*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

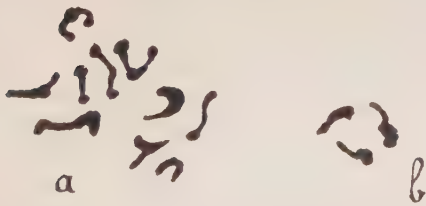


FIG. 3.

Ansés nucléolaires en voie de division. Fix. Duboscq-Brasil. — a) Col. Hématoxyline au fer ; b) Col. de Kull. (*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

Période II. — Dans la matière nucléolaire, des changements se produisent : les anses très minces deviennent des figures de résolution

(fig. 5, *a*, *b*). Une partie de ces cordons disparaît par dissolution dans le suc nucléolaire, tandis qu'une autre va donner naissance aux nucléoles de deuxième génération. Ces nucléoles, plus ou moins arrondis, grandissent très rapidement et sont répandus dans toute la vésicule germinative (fig. 6, *a*, *b*).

La phase de croissance est suivie d'une phase de résolution par fragmentation. Des fragments, sous la forme de petites gouttelettes, se détachent de toute la surface des nucléoles et forment des couronnes autour de ces derniers ; puis ils s'éloignent pour gagner la périphérie, tandis qu'à leur place de nouvelles séries de gouttelettes apparaissent (fig. 7, *a*, *b*).

La taille des nucléoles décroît de plus en plus, et, à leur place, il reste seulement quelques fragments groupés.

Période III. — Certains des fragments qui se sont dirigés vers la péri-



FIG. 4.

a, *b*, *c* : Ovocytes jeunes à nucléoles nombreux ; *d*¹, *d*², *d*³, coupes successives dans un ovocyte à un stade avancé ; anses nucléolaires. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline au fer. (*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

phérie de la vésicule germinative augmentent de volume et forment une troisième génération de gros nucléoles. Les autres fragments provenant des nucléoles de la dernière génération subissent une dissolution dans le suc nucléolaire.

Les nucléoles de la troisième génération se groupent (fig. 8, *a*, *b* et *c*) et forment des masses qui se dirigent vers le centre de la vésicule. Là, ils se réunissent en une seule masse nucléolaire, dans laquelle on peut dis-

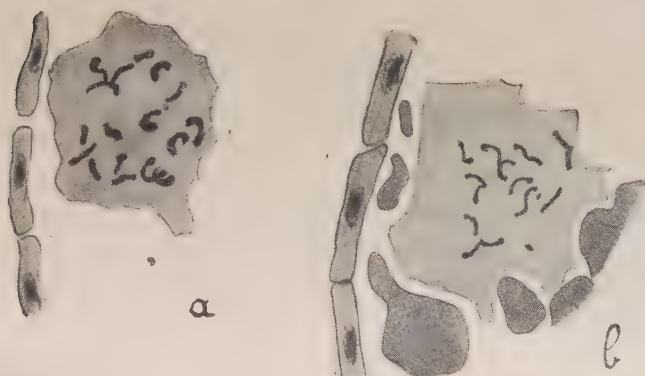


FIG. 5.

Résolution des nucléoles. Anses minces. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration de Kull. (*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

tinguer les contours des nucléoles qui lui ont donné naissance (fig. 9 *a*): cette masse est très grande; elle occupe à peu près toute la vésicule germinative, mais c'est un stade de courte durée, car sa résolution se produit très rapidement. Nous n'avons eu l'occasion de voir cette masse qu'une seule fois. Par

contre, des formes de résolution ont été observées plus fréquemment (fig. 9, *b*, *c*). On voit encore une partie de la masse nucléolaire, ainsi que

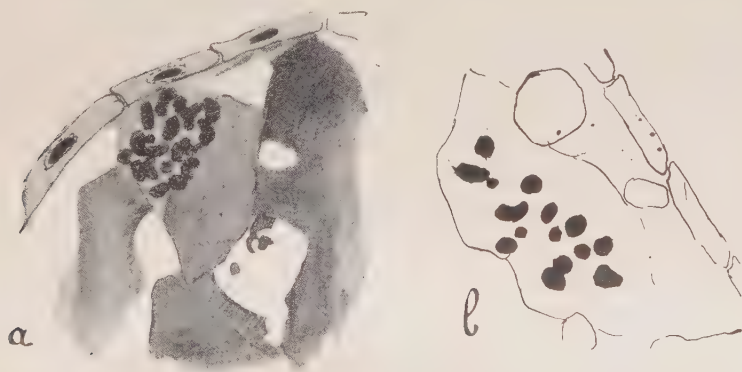


FIG. 6.

Nucléoles de la deuxième génération. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxiline ferrique. (*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

des fragments qui s'en sont détachés et qui se présentent avec des formes et des tailles variées.

Période IV. — Dans une phase suivante, on ne trouve dans la vésicule germinative que les fragments issus de la masse des nucléoles de la quatrième génération : ils occupent le centre de la vésicule et on peut observer en même temps de courts bâtonnets à la périphérie (fig. 10, *a*, *b*); sur la figure 10, *a*, on peut voir quelques bâtonnets encore attachés aux nucléoles. Nous pensons que ces bâtonnets se forment par une sorte d'exsudation de la matière se trouvant à l'intérieur des nucléoles, puis ils se séparent et gagnent la périphérie.

Une seule fois nous avons vu une figure qui paraît être une dyachinèse de maturation (fig. 10, *c*). La membrane nucléolaire a complètement disparu, ainsi que les nucléoles ; les chromosomes se trouvent sous la forme de bâtonnets disposés par paires. Leur nombre — que nous ne pouvons chiffrer exactement, parce qu'ils sont trop serrés — ne coïncide pas avec celui donné par M. POMEYROL : il y a 26 ou 28 dyades. Quant aux chromosomes observés par M. POMEYROL, il nous semble, d'après leur forme, qu'il s'agit des figures nucléolaires de la deuxième génération. D'ailleurs, l'auteur signale qu'il n'a employé comme colorant que l'hématoxyline au fer ; or, dans des vésicules germinatives où l'évolution de l'appareil nucléolaire est très compliquée, cette seule coloration ne suffit pas pour distinguer les nucléoles des chromosomes.

CONCLUSIONS. — La disparition des chromosomes goniaux dans les vésicules germinatives des ovocytes jeunes de *Heliothrips haemorrhoidalis* coïncide avec le début de la croissance de la matière nucléolaire. Il existe quatre générations successives de nucléoles ; après chaque génération, il se produit des figures allongées ou une résolution par fragmentation. Pendant la phase de résolution, une partie de la matière, qui formait les nucléoles de la génération en voie de disparaître, persiste pour donner les nucléoles de la génération suivante.

Ces nucléoles grandissent car ils constituent des centres d'accumulation des substances nucléolaires nouvellement élaborées comme chez *Parthenothrips dracaenae*.

Après la troisième génération se forme la masse nucléolaire qui donnera naissance aux fragments, aux nucléoles de la quatrième génération, qui prendront complètement part à la formation des chromosomes.

Au cours de l'évolution de ce complexe nucléolaire, les nucléoles augmentent de volume et leur rôle est de fournir les chromosomes du fuseau de maturation.

Nous n'avons jamais vu d'expulsion de nucléoles dans le cytoplasme et la phase synaptique manque.

**Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire
et formation des chromosomes
chez *Aptinothrips rufus* Gmelin.**

Le noyau des jeunes ovocytes est très gros par rapport au cytoplasme. Dans ce noyau, on observe plusieurs nucléoles, seuls éléments que l'on puisse distinguer à ce stade dans les vésicules germinatives des ovocytes, ainsi que dans les phases qui suivent et jusqu'à la formation des chromo-

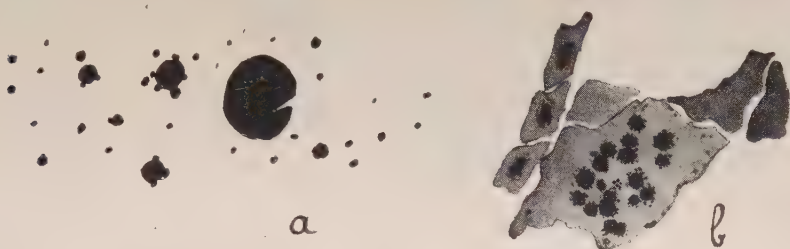


FIG. 7.

Résolution par fragmentation des nucléoles de la deuxième génération.
(*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

somes du fuseau. Nous n'avons jamais vu d'ovocytes, dont les chromosomes goniaux soient encore présents, car ils ont dû se dissoudre dans le suc nucléolaire avant l'apparition des premiers nucléoles (fig. 11).

Des modifications se produisent dans le noyau devenu vésicule germinative et se poursuivent pendant toute la phase d'accroissement de l'ovule jusqu'à la formation des chromosomes.

PREMIÈRE PHASE

Période I. — La vésicule germinative des ovocytes se trouvant plus loin dans les gaines ovariennes, contient seulement un gros nucléole. Plusieurs rangées d'ovules présentent la même forme, avec cette seule différence que le nucléole est de plus en plus volumineux : il résulte de l'accumulation des petits nucléoles se trouvant dans les premiers ovocytes. Après cet accroissement, il nous rappelle le gros nucléole de *Parthenothrips dracaenae*.

Période II. — Devenu grand, le nucléole s'allonge et se fragmente de telle sorte que dans les vésicules germinatives des ovocytes suivants, on

trouve deux ou trois nucléoles de forme plus ou moins arrondie (fig. 11). Ces nucléoles augmentent de volume, forment des cordons en vue d'une nouvelle fragmentation ressemblant beaucoup aux figures allongées en

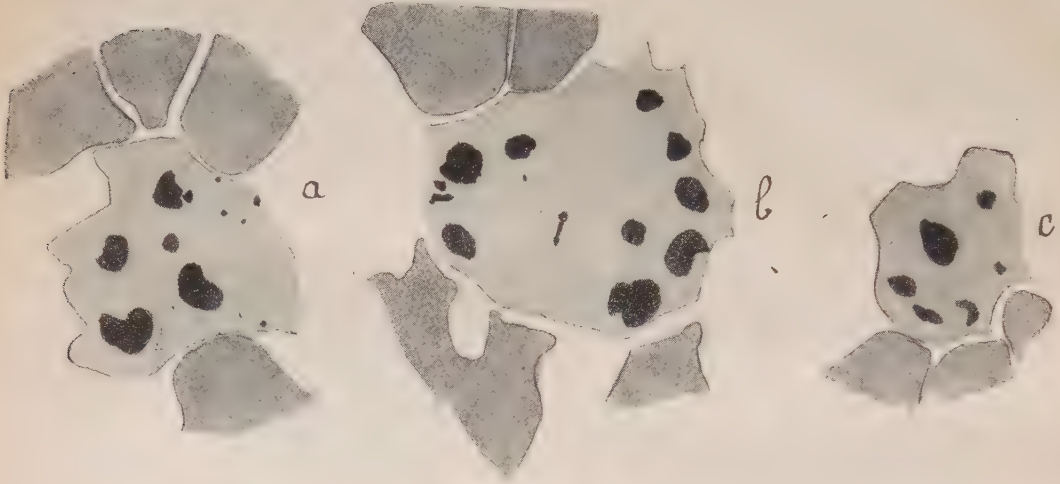


FIG. 8.

Nucléoles de la troisième génération. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique. (*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

cordons de *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché. Les extrémités se renflent par suite d'une accumulation de la matière des cordons aux deux pôles, puis se séparent pour donner naissance à deux nucléoles qui, à leur tour, émettent des prolongements (fig. 11). Après plusieurs divisions successives, les anses sont très nombreuses et très minces (fig. 12, a, b, c).

Dans les ovules suivants, ces mêmes cordons s'épaississent, puis une nouvelle division se produit et les anses résultantes redeviennent minces (fig. 12, d, e, f, et 13).

Donc, les divisions ont pour but de rendre possible l'accumulation de certaines substances. Les nucléoles étant devenus trop gros, l'équilibre entre la viscosité et la tension superficielle est rompu, ce qui détermine une division rendant possible une nouvelle accumulation de substances.

Quand la formation des anses est terminée, les ovules ont alors un aspect identique à celui des ovules d'*Heliothrips* à la même phase.

Période III. — On peut ensuite remarquer des vésicules germinatives d'un aspect très différent des précédentes : les anses, en très petit nombre, sont toutes situées à la périphérie, sauf une seule anse courbée plus ou moins en V et dont les extrémités sont renflées (fig. 14, a).

Nous avons pensé que cette phase, suivant la phase à anses nombreuses, résulterait d'une dissolution partielle de ces anses, fournissant ainsi des matières nécessaires au métabolisme général de l'ovule. Cette forme repré-

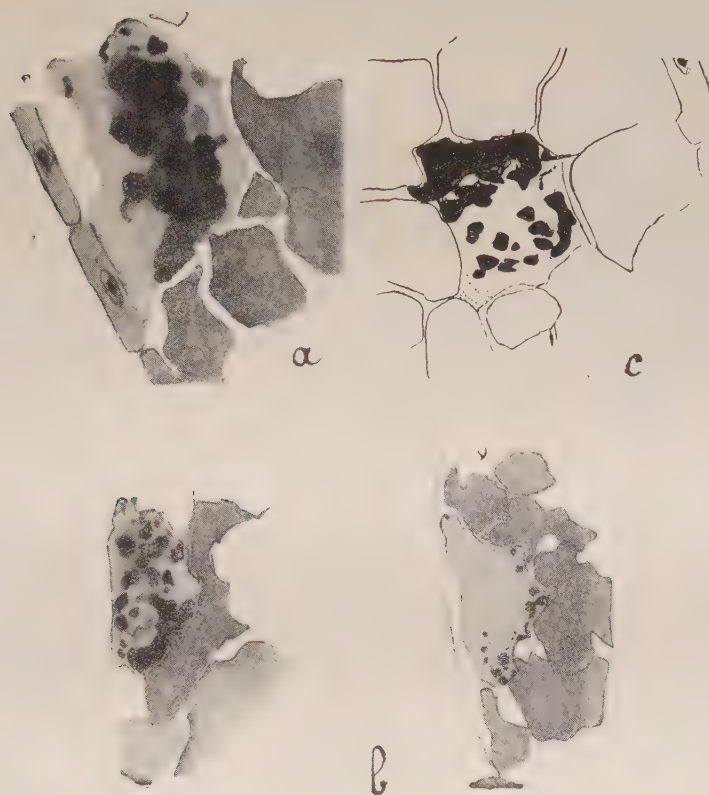


FIG. 9.

a) Masse nucléolaire; b), c) Résolution par fragmentation de la masse nucléolaire.
(*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

senterait donc l'état de l'appareil nucléolaire après une première étape de résolution.

Dans une résolution plus avancée, la vésicule germinative contient seulement des fragments de formes et de tailles variables (fig. 14, b^1 , b^2 , b^3).

DEUXIÈME PHASE

Cette phase est caractérisée par la formation de la masse chromatique et sa fragmentation. Nous pouvons constater plusieurs étapes distinctes.

Période I. — N'ayant pas vu de formes intermédiaires entre les vésicules germinatives contenant des fragments et celles à masse nucléolaire et de plus ayant constaté que les fragments de la figure de résolution sont plus gros à l'un des pôles, nous en avons conclu que la masse se formerait à partir



FIG. 10.

a, b) Commencement de la formation des chromosomes. Gros nucléoles au centre. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique. (*Heliothrips haemorrhoidalis*.)

de ces fragments par augmentation de volume et groupement. Cette masse est, au début, compacte, de forme quelque peu variable, avec une surface présentant des saillies (fig. 15, b^1 , b^2 , b^3).

Le pouvoir tinctorial de cette masse est très grand ; elle se colore en noir très intense par l'Hématoxyline ferrique.

Période II. — Ces masses (fig. 15) deviennent peu à peu moins compactes aux stades ultérieurs. La résolution se prépare, puis elle se fait d'après deux types bien distincts :

Type A. — La masse n'est plus compacte et on peut même distinguer des corpuscules à contours bien nets. La forme en rappelle celle de cordons épais. D'ailleurs, la résolution en fragments ne tarde pas à se produire et on peut voir des bâtonnets courts et épais sortir de cette masse, tandis que d'autres y sont encore englobés. Sur toutes les préparations, la partie qui se fragmente se présente sous un aspect très caractéristique : des cordons plus ou moins entassés se trouvent reliés par une très fine poussière de petites granulations. Une partie des fragments qui se détachent de la masse ont une forme irrégulière — arrondie ou anguleuse — plus ou moins grande, et leur transformation en bâtonnets se fait ensuite (fig. 17).

Type B. — La masse se divise en plusieurs fragments, qui sont aussi compacts que la masse primitive (fig. 16, a, b).

Dans les vésicules germinatives qui paraissent être à un stade ultérieur, nous voyons encore une partie de ces fragments devenir moins grande et présenter des formes variables, dont celle d'aster, bien caractéristique. Ces fragments, résultant du morcellement de la masse, émettent de fins prolongements, de véritables filaments. D'ailleurs, dans la vésicule germinative sont répartis des filaments très fins, longs et flexueux, surtout vers l'un des pôles, tandis qu'au centre et à l'autre pôle, on peut encore voir des fragments de taille appréciable (fig. 16, b^1 , b^2 , b^3).

Ces deux types de résolution de la masse chromatique conduisent au même but : la formation des chromosomes.

FORMATION DES CHROMOSOMES. — Les bâtonnets résultant de la fragmentation du type A sont très épais. Nous avons vu les chromosomes tout de suite après leur formation se présenter par paires; aussi avons-nous pensé que, sous l'influence de différents facteurs, la tension superficielle étant modifiée, les bâtonnets subissent une division longitudinale; parfois, ils se différencient de la masse après division, sous forme de deux cordons parallèles placés l'un à côté de l'autre.

Dans les mêmes vésicules germinatives, on peut suivre l'évolution de ces cordons depuis le moment où ils se détachent de la masse jusqu'à la forme définitive des chromosomes du fuseau.

Après la division, les cordons résultants s'écartent l'un de l'autre, soit en général sur toute leur longueur, soit parfois en restant accolés par l'une de leurs extrémités : ainsi on peut voir le plus souvent des cordons parallèles et très rarement des figures en V.

La forme la plus souvent observée, celle qui nous paraît être caractéristique d'*Aptinotrips rufus*, est la forme de dyades en anneau.

Ces dyades ne sont pas formées d'une seule anse dont les bouts se sont soudés, comme le pense MONTGOMERY, mais d'une seule anse qui a subi une division longitudinale. C'est la même forme de dyades que celles observées par JANSSENS

et J. WILLEMS dans le spermatogène d'*Alytes obstetricans*. Après la division,



FIG. 11.

Coupe longitudinale dans l'extrémité d'une gaîne ovarique jeune d'*Aptinotrips rufus* Gmelin. Fix. Duboscq-Brasil. Col. Hématoxyline au fer.

les parties médianes s'écartent, tandis que les bouts restent rapprochés ou même soudés.

Nous n'avons pas constaté la formation d'une masse chromatique après l'apparition des dyades d'où sortiraient tout de suite les chromosomes tels

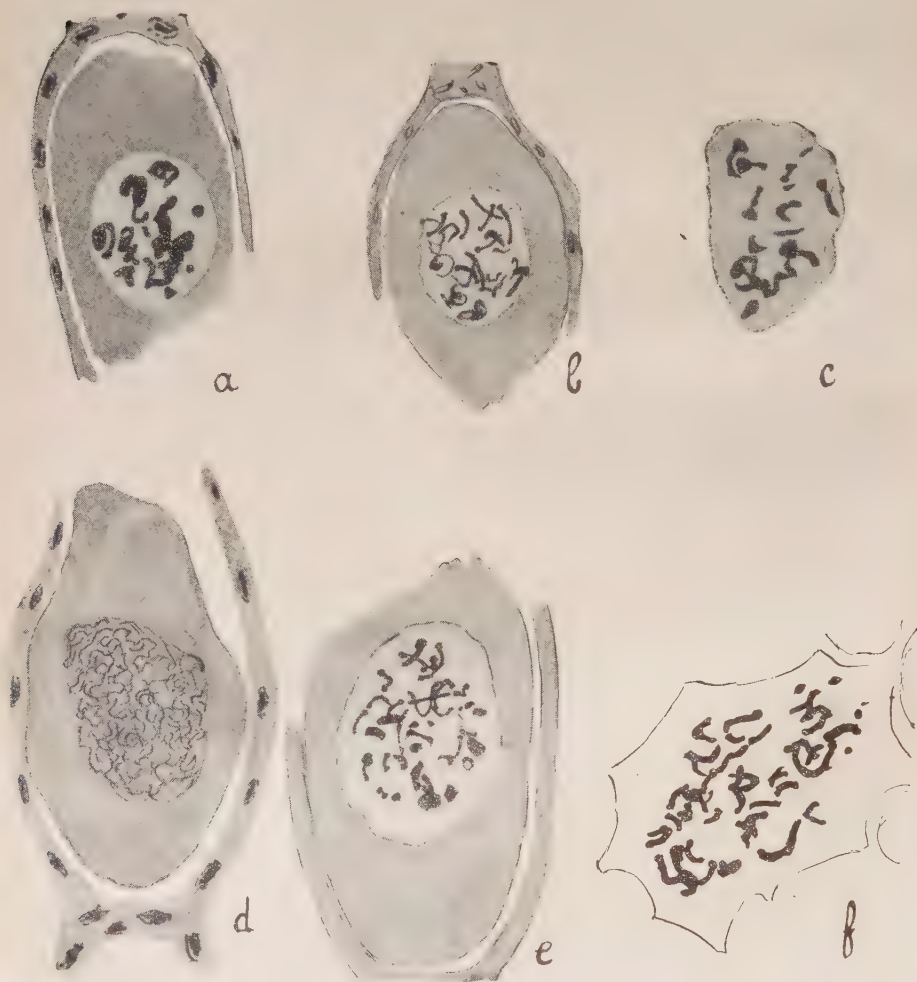


FIG. 12.

Formation des cordons nucléolaires aux dépens des nucléoles. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique. (*Aptinothrips rufus*.)

qu'ils se présentaient avant la formation de la masse, en même nombre et avec les mêmes formes.

Ainsi, nous pouvons voir un grand nombre de dyades en anneau, mais toutefois une partie de la masse est encore présente.

Ensuite, les extrémités des cordons se séparent aussi et ces derniers subissent un mouvement de rotation qui change leur position. Certaines dyades sont en forme de croix.

L'évolution des bâtonnets peut s'arrêter à l'une des phases ci-dessous : bâtonnets parallèles, dyades en forme de V, dyades en forme d'anneau, dyades en forme de croix, ou passer par toutes ces phases. D'ailleurs, ceci résulte du fait que différentes formes de dyades sont présentes en même temps à la prophase.

Les chromosomes étant nombreux et souvent entassés les uns au-dessus des autres, il est difficile de les compter. Le nombre que nous avons trouvé varie entre 50 et 53 dyades. La difficulté du comptage est encore augmentée du fait que les chromosomes sont coupés et portés par deux coupes successives : la superposition des dessins serait plus facile pour un nombre de dyades moins élevé (fig. 19).

CONCLUSIONS. — A partir de la formation des nucléoles dans les ovocytes très jeunes, pendant la résolution des chromosomes goniaux et jusqu'à la formation des chromosomes définitifs, un seul élément est présent dans les vésicules germinatives : l'élément nucléinien. Cet élément acidophile paraît être formé au moment de la résolution des chromosomes goniaux.

Nous n'avons jamais constaté la coexistence de l'élément chromosomique et de l'élément nucléolaire pendant toute la phase d'accroissement de l'ovocyte.

Après la résolution des chromosomes goniaux, les nucléoles apparaissent ; ils subissent ensuite différentes transformations et disparaissent au moment de la formation des chromosomes, après avoir donné naissance à ces derniers. Ce phénomène peut correspondre à un changement chimique qui se produirait à ce moment. Les chromosomes sont alors le seul élément visible dans la cellule germinative.

Comme nous l'avons vu, les divisions que subissent les nucléoles pendant toute la phase d'accroissement de l'ovule, sont dues à l'accumulation de substances nouvellement élaborées, produisant une diminution de la tension superficielle.

Le rôle des nucléoles est de fournir les chromosomes du fuseau. Quant à une partie des substances mises en liberté pendant la résolution, nous pensons que ce sont des substances nécessaires au métabolisme général de l'ovule ; elles ne concourent pas à la formation du vitellus, car celui-ci se forme en grande quantité dans les cellules épithéliales de l'œuf, principalement dans celles qui se trouvent aux deux pôles.

Nous n'avons jamais vu d'expulsions de nucléoles dans le cytoplasme. La phase synaptique manque.

**Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire
et formation des chromosomes
chez *Taeniothrips inconsequens* Uzel.**

Les gaines ovariques de *Taeniothrips inconsequens* Uzel sont très

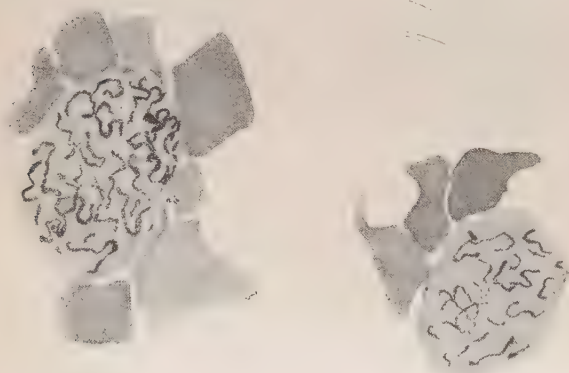


FIG. 13.

Anses nucléolaires. Fixation au Duboscq-Brasil.
Coloration de Kull. (*Aptinothrips rufus*.)

allongées ; à l'extrémité de la gaine, les jeunes cytes sont placées par rangées de deux ovules : un tiers de la gaine est occupé par ces éléments, les plus jeunes que nous ayons pu observer. Le noyau de ces ovocytes contient un gros nucléole, seul élément visible, et le cytoplasme qui l'entoure est plus abondant que dans les cytes du même stade

appartenant aux autres espèces étudiées. Ce stade nous paraît identique à celui qui est caractérisé par un gros nucléole primitif dans *Parthenothrips dracaenae*, *Heliothrips haemorrhoidalis* et *Aptinothrips rufus*. Dans les deux premières espèces, où nous avons pu voir des stades encore plus jeunes, nous avons pu suivre la dissolution des chromosomes goniaux, qui coïncide avec l'apparition du nucléole et la première phase d'accroissement de celui-ci.

Pour *Taeniothrips inconsequens*, nous considérons comme possible l'existence d'un stade semblable pendant lequel les chromosomes goniaux ont subi une dissolution complète dans le cytoplasme avant la formation d'un nucléole unique.

Ce nucléole, que nous pourrions appeler la matière chromatique à réaction acidophile de l'ovocyte subit différentes modifications qui se font par étapes bien caractéristiques.

PREMIÈRE PHASE

Période I. — Le nucléole des ovocytes s'accroît et devient à peu près aussi gros que le noyau lui-même : il est alors parfois un peu allongé, mais le plus souvent sphérique. Il se colore fortement par l'hématoxyline au fer et il devient d'un beau rouge vif avec la fuchsine acide ; donc, il possède

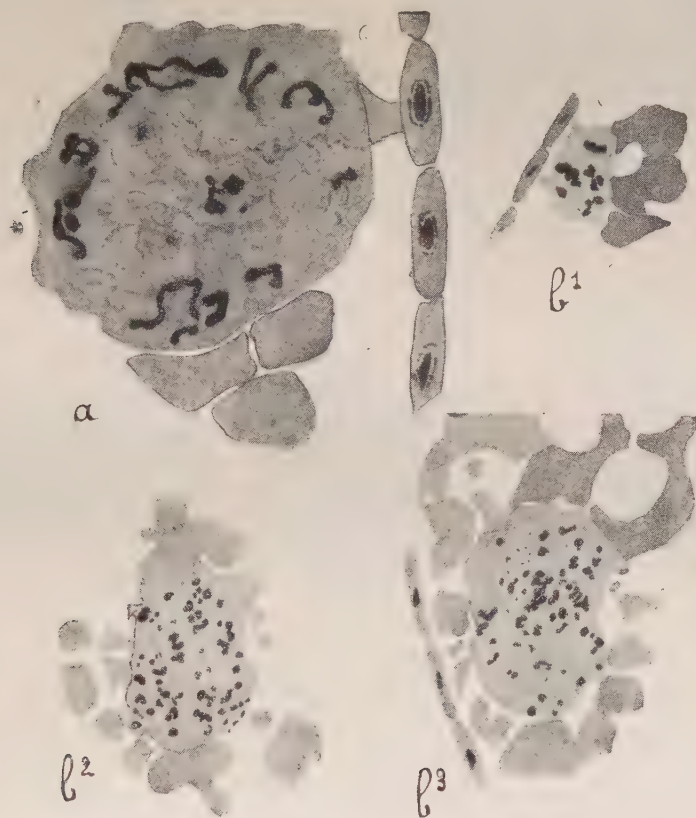


FIG. 14.

Résolution nucléolaire. — a) Anses en petit nombre situées à la périphérie de la vésicule germinative ; b) Fragmentation des anses (*Aptinothrips rufus*.)

une très grande affinité pour les colorants et il se présente comme un élément nettement acidophile (fig. 20, a).

Période II. — A la période d'accroissement, il se produit une fragmentation du nucléole qui peut donner, dans les vésicules germinatives des

ovocytes plus avancés, trois, quatre ou même un plus grand nombre de nucléoles (fig. 20, *a*). La division continue et elle devient même très active, au point que, dans des vésicules germinatives peu éloignées, on trouve un

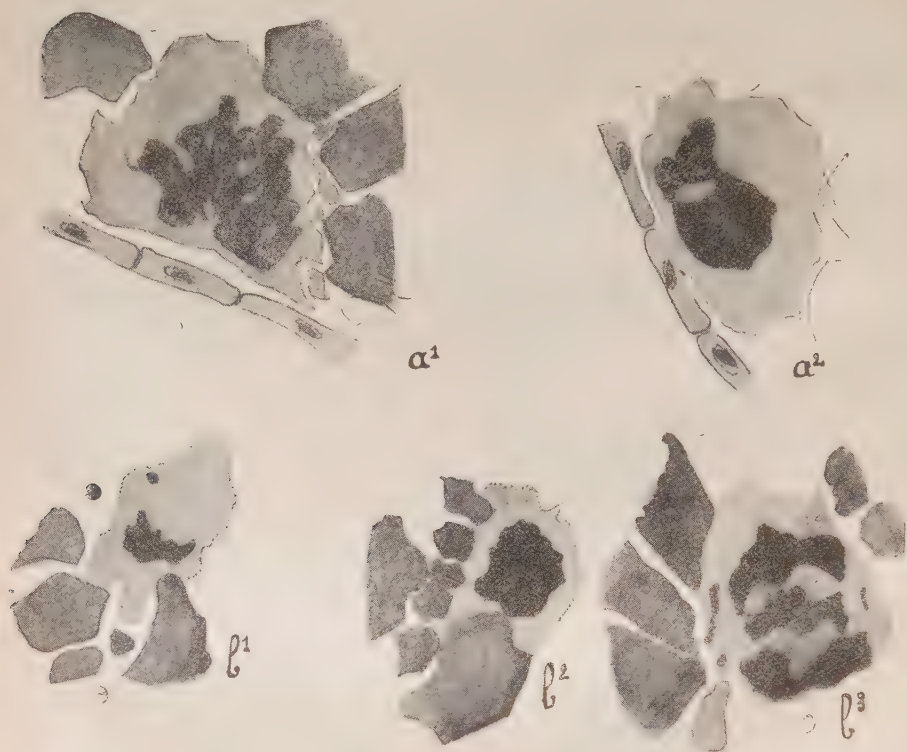


FIG. 15.

Masses nucléolaires. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline au fer.
(*Aptinothrips rufus*.)

grand nombre de ces fragments de matière chromatique acidophile, que nous allons appeler nucléoles à cause de leur affinité pour les colorants acides.

Ces nucléoles ont alors des formes et des dimensions variables et ils sont répandus dans toute la vésicule germinative ; ils possèdent la même propriété chromophile et ils sont aussi acidophiles que dans la première période (fig. 20, *a*, *b*).

Période III. — A cette période, l'aspect du noyau est modifié par la transformation des nucléoles en cordons ou en filaments (fig. 20, *c*, *d*). On voit au centre des filaments complètement formés, tandis qu'on observe

à la périphérie de gros nucléoles arrondis ou parfois un peu allongés ; ceux-ci sont en voie de donner des figures semblables à celles qui se trouvent au centre (fig. 20, *e*, *f*).

A ce stade, la vésicule germinative est entièrement occupée par des anses. Nous avons observé une phase identique chez *Heliothrips haemorrhoidalis* et *Aptinothrips rufus*.

Période IV. — L'existence de ces anses dans les vésicules germinatives est, par contre, pour *Taeniothrips inconsequens* Uzel, de très courte durée. Leur résolution commence en effet à une époque où les granulations vitellogènes font complètement défaut dans le cytoplasme ; la résolution se fait à partir des anses situées au centre de la vésicule germinative et qui se présentent alors sous un aspect granuleux (fig. 21).

Nous pouvons même comparer ces anses aux « chromosomes poussièreux » des auteurs : l'emplacement des anses est marqué par des tractus de granulations très fines comme une poussière.

DEUXIÈME PHASE

Période I. — A mesure que les anses disparaissent par fragmentation dans la vésicule germinative, de gros nucléoles apparaissent (fig. 22, a^1 , a^2). Ils sont au début en petit nombre et répartis irrégulièrement. Aux stades suivants leur nombre est plus élevé (fig. 22 *b*) ; cette deuxième série de nucléoles donnera naissance à une deuxième série d'anses dont l'évolution nous paraît exactement identique à celle de la première série issue des nucléoles primaires.

On observe ensuite des périodes tout à fait semblables aux périodes II, III et IV de la première phase, avec cette seule différence que les ovocytes sont plus grands ; le cytoplasma a complètement disparu et, à sa place, on observe des grains de vitellus. A la période de résolution des anses, on peut voir également des tractus de fines granulations (fig. 23, *a*, *b*, *c*), de même que dans les figures 21 et 22, *a*, *b*.

La troisième série de nucléoles apparaît alors : à cette phase, les tractus ont disparu et dans toute la vésicule germinative on peut voir, en dehors des gros nucléoles très acidophiles, dont le nombre est de plus en plus grand, des granulations réparties uniformément et aussi acidophiles que les gros nucléoles.

TROISIÈME PHASE

Période I. — On observe une prolifération très accentuée des nucléoles de la troisième série qui, bientôt après, se transforment en anses. Au début, ces anses sont courtes, puis elles s'allongent et grossissent en épaisseur :

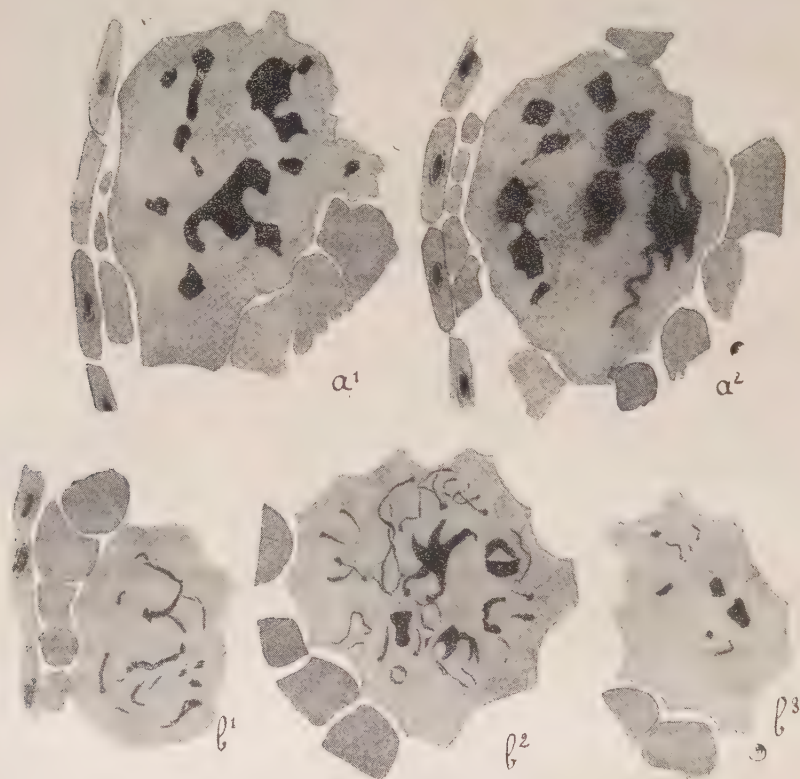


FIG. 16.

Résolution nucléolaire type B. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Héματοxyline ferrique. (*Aptinotherips rufus*.)

elles deviennent ainsi de plus en plus longues et épaisses (fig. 24, *a*, *b*), et finalement, elles forment de gros tronçons chromatiques, présentant une forte colorabilité (fig. 25). Sur certaines coupes, on remarque facilement que ces gros fragments se sont formés par entassement des anses raccourcies (fig. 26).

Nous n'avons jamais vu de masse chromatique et nous pensons que la phase de gros tronçons est l'équivalent des figures à masse

chromatique des ovocytes d'*Heliothrips haemorrhoidalis* et d'*Aptinothrips rufus*.

Période II. — Ce stade est caractérisé par la résolution des tronçons chromatiques. Les granulations qui avaient complètement disparu au moment de la formation des anses aux dépens de la troisième série de nucléoles, commencent à reparaitre. On peut voir de fines granulations qui se détachent à la surface des tronçons. Puis une fragmentation très poussée fera disparaître ces anses et, à leur place, ne resteront que des granulations. Cette période conduit à la formation des chromosomes du fuseau.

FORMATION DES CHROMOSOMES. — Avant la formation des chromosomes et après disparition des tronçons chromatiques, la vésicule germinative est entièrement remplie de fines granulations. Quelques fragments ne tardent pas à apparaître vers le centre de la vésicule germinative ; ils sont en général très petits et de formes variables ; quelques-uns sont allongés et un peu courbés, toutefois la majorité de ces fragments ont une forme plutôt arrondie, figurant comme de petites goutte-

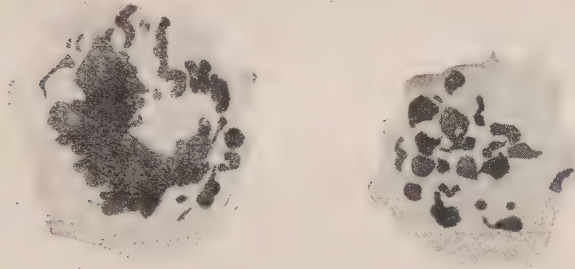


FIG. 17.

Résolution de la masse nucléolaire. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
(*Aptinothrips rufus*.)

lettes. C'est le début de la formation des chromosomes (fig. 27, a).

On observe que le centre de la vésicule devient plus clair et que les granulations issues de la fragmentation restent seulement dans la zone périphérique et forment comme une couronne, tandis que celles se trouvant au centre disparaissent à mesure que les chromosomes se forment.

Les chromosomes qui, au commencement, étaient en petit nombre, quatre ou cinq granulations, deviennent de plus en plus nombreux et la plaque équatoriale se forme bientôt (fig. 27, b, c¹, c²).

A ce stade, les chromosomes sont en général très petits, de forme allongée, et peu courbés. Nous avons pu voir un grand nombre de plaques équatoriales, car cette phase paraît être de longue durée et nous avons essayé d'établir le nombre des chromosomes du fuseau. Bien que les comptages ne nous aient pas donné de chiffres considérables, nous ne pouvons pas fournir un nombre exact, car ces éléments sont de très petite taille et malgré cela, parfois coupés, ce qui rend leur numération difficile.

Nous avons obtenu des chiffres qui varient entre 18, 19 et 21. Si ces différences ne sont pas dues à une mauvaise numération et à l'action du rasoir — ce que nous avons cherché à éviter dans la mesure du possible — ce nombre ne varie qu'entre des limites très restreintes.

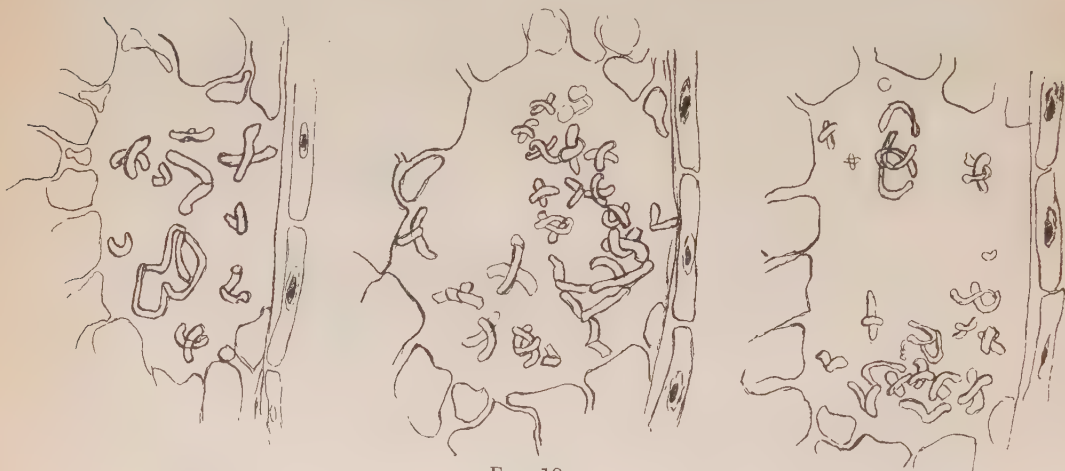


FIG. 19.

Dyades d'*Aptinotrips rufus* Gmelin. Fixation au Duboscq-Brasil.
Coloration à l'Héματοxyline ferrique.

Les chromosomes sont parfois allongés, parfois plutôt arrondis ou en forme de courts bâtonnets épais. Ils apparaissent dans la vésicule germinative à mesure que disparaissent au centre les granulations issues de la fragmentation du tronçon chromatique.

Ce tronçon chromatique s'est formé après différents changements subis par le nucléole primaire depuis la résolution des chromosomes goniaux; la matière chromatique acidophile est le seul élément présent dans les vésicules germinatives. Dans ce cas, il nous semble que le nucléole joue un double rôle : nutrition et formation des chromosomes. La grande quantité de matières nucléolaires qui se forme et se dissout ensuite fournit ainsi des substances nécessaires au métabolisme de l'œuf.

Cette matière chromatique acidophile ne concourt pas à la formation du vitellus, car nous n'avons jamais vu d'expulsion de nucléoles dans le cytoplasme.

Les granulations qui sont situées à la périphérie de la zone claire où se forme la plaque équatoriale peuvent être interprétées comme un résidu qui, plus tard, sera utilisé ou non. Nous considérons comme possible l'intervention de ces substances dans un cas de division réductionnelle pour la régulation du nombre des chromosomes, soit qu'elles fournissent directement, après une transformation chimique, la matière nécessaire pour

atteindre le nombre diploïde, soit qu'elles aient le pouvoir d'élaborer des substances semblables aux chromosomes.

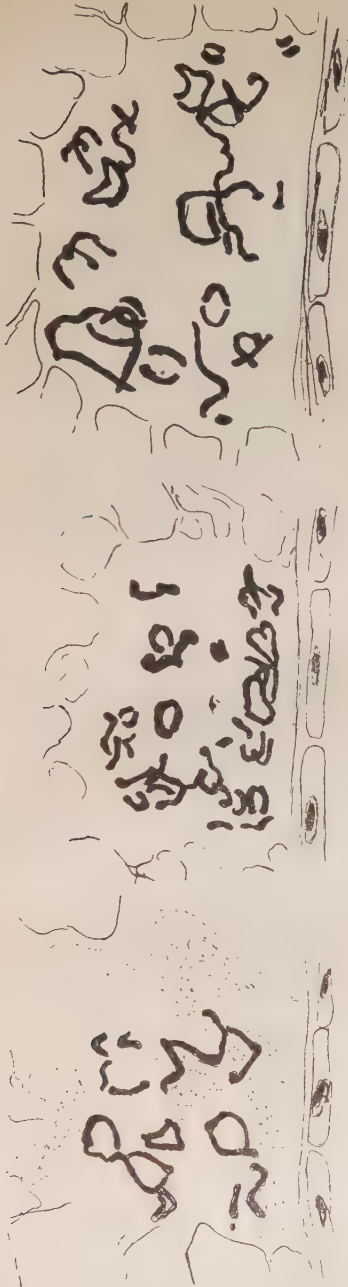


FIG. 18.
Dyades de *Aptinothrips rufus* Gmelin. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.

CONCLUSIONS. — L'évolution de la vésicule germinative des ovocytes de *Taeniothrips inconsequens* Uzel, après la dissolution des chromosomes goniaux et l'apparition du nucléole, est caractérisée par l'augmentation de la matière nucléolaire et sa dissolution dans le suc nucléolaire, phénomène qui se répète plusieurs fois pendant le grand accroissement de l'ovule. Cet élément nucléolaire a une réaction acido-phile très nette.

La fragmentation des tronçons conduit à la formation des chromosomes définitifs. Après la résolution de ces tronçons, la vésicule germinative est remplie de granulations uniformément répandues. A la phase qui suit, quelques corpuscules se détachent vers le centre de la vésicule. Leur nombre s'accroît en même temps que les granulations se trouvant au centre de la vésicule germinative disparaissent. Une zone claire se forme ainsi au milieu, entourée d'une autre zone à granulations fortement colorées. Dans cette zone claire, la plaque équatoriale ne tarde pas à se former. Le nombre des chromosomes varie entre 18 et 21.

Nous avons interprété les granulations de la zone fortement colorée, ainsi que les quelques gros fragments qui s'y trouvent, comme un reste de la substance, nucléolaire qui serait déposé là comme un résidu qui, plus tard, sera ou non repris dans le métabolisme général de l'œuf. Il nous paraît possible que ce reste de l'appareil nucléolaire puisse jouer un rôle dans la régulation du nombre des chromosomes, si une division réductionnelle a lieu, car

nous avons montré dans la partie biologique de notre travail que cette espèce a une reproduction parthénogénétique télytoque prépondérante.

Les chromosomes du fuseau se forment aux dépens de l'élément nucléolaire dont l'évolution très compliquée a été décrite. Il n'y a pas d'expulsion de matières nucléolaires dans le vitellus et l'étape synaptique manque.



FIG 20.

Evolution de la matière nucléolaire dans les ovocytes jeunes de *Taeniothrips inconsequens* Uzel. Fixation au Carnoy. Coloration de Kull.

Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire chez *Limothrips denticornis* Haliday.

Nous pouvons trouver les ovocytes les plus jeunes dans les gaines ovariennes des nymphes et des femelles adultes de la deuxième génération, dont le développement est très lent pendant toute l'année.

Pour cette espèce, comme pour toutes celles qui sont étudiées dans ce travail, les gonies et leur division n'ont pas encore été observées.

Notre étude a porté sur les cytes dans la première phase de leur croissance. La dissolution des chromosomès goniaux s'est déjà produite et on voit seulement à leur place des grumeaux de chromatine ; en même temps, des nucléoles se sont formés : ils sont très petits et leur nombre peut varier de trois à cinq. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'extrémité de la gaine, le nombre des nucléoles diminue et leur taille s'accroît de telle sorte que l'on voit bientôt dans la vésicule germinative un seul nucléole et plusieurs grumeaux de chromatine, disséminés particulièrement à la périphérie du noyau (fig. 1 et 2, pl. II).



FIG. 21.

Résolution des anses nucléolaires.

Fixation au Carnoy. Coloration de Kull. (*Taeniothrips inconsequens*.)

PREMIÈRE PHASE

Période I. — La matière nucléolaire s'accroît et forme un gros nucléole que l'on pourrait appeler masse chromatique à réaction acidophile, très semblable à la même formation des autres Thysanoptère étudiés (fig. 1, pl. II).

Une division de cet élément se produit dans les vésicules germinatives des ovocytes plus développés ; plusieurs fragments, de forme et de taille différentes, restent à la place de cette première masse chromatique (fig. 3, pl. II).

A un stade encore plus avancé, le nombre des fragments est plus élevé et leur taille plus petite (fig. 4, pl. II).

Période II. — Bientôt, aux dépens de ces fragments, prennent naissance des filaments et le processus qui mène à leur formation se fait d'après deux types différents :

Type A. — C'est le type le plus fréquent et il a beaucoup d'analogies avec la formation des anses nucléolaires chez les autres espèces.

Les fragments s'allongent petit à petit et ainsi (fig. 4, pl. II) prennent naissance les filaments. Les vésicules germinatives qui suivent ont un plus grand nombre de ces filaments, qui sont de plus en plus nombreux et de plus en plus minces. Il nous semble que leur multiplication se fait par division transversale, car nous n'avons pas vu de filaments parallèles qui nous permettent de supposer une division longitudinale.

On arrive ainsi à constater, dans les ovocytes qui se suivent immédiatement, un nombre de filaments de plus en plus grand (fig. 5 et 6, pl. II).

Type B. — Ce mode de formation des filaments nous paraît peu répandu et résulter plutôt d'une mauvaise fixation. Néanmoins, comme il a été

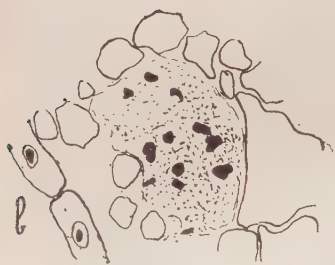
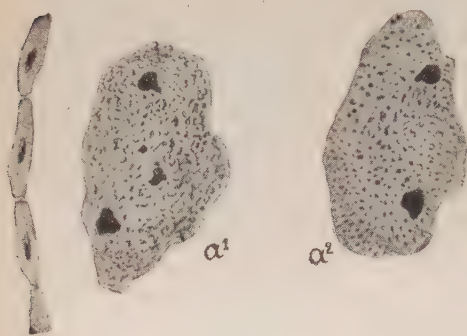


FIG. 22.

Formation des nucléoles de la deuxième génération. Fixation au Dubescq-Brasil. Coloration de Kull. (*Taeniothrips inconsequens*.)

observé sur des pièces préparées par la même technique que celles qui nous ont montré le type A, nous le signalons également.

Le nucléole primitif se segmente en fragments plus ou moins volumineux qui subissent une dissolution partielle de la matière qui les constitue, une sorte de vacuolisation qui met en liberté des filaments plus ou moins enchevêtrés, pelotonnés, qui se fragmentent ensuite et forment les filaments ou anses nucléolaires (fig. 7, pl. II).

Période III. — A cette période, les filaments présentent des renflements et deviennent plus courts, leur substance paraissant se ramasser sur elle-même (fig. 8, 9 et 10, pl. II). Ensuite, des granulations apparaissent à leur place comme des gouttelettes arrondies de taille variable (fig. 11, pl. II). C'est seulement à ce stade que les grains de vitellus commencent à apparaître.

DEUXIÈME PHASE

Période I. — Dans les ovocytes dont le vitellus nutritif est complètement formé, nous observons de nouveaux cordons allongés et de gros fragments à l'un des pôles de la vésicule germinative. A ce stade, la vésicule germinative est tout à fait périphérique et elle repose sur les cellules épithéliales de l'œuf (fig. 12, pl. II).

Il semble que les granulations qui se sont formées pendant la période III de la première phase aient donné ces cordons par un changement de forme d'ordre purement physique.

Période II. — Dans les vésicules germinatives d'autres ovocytes qui paraissent se trouver à un stade de développement voisin des précédents, on

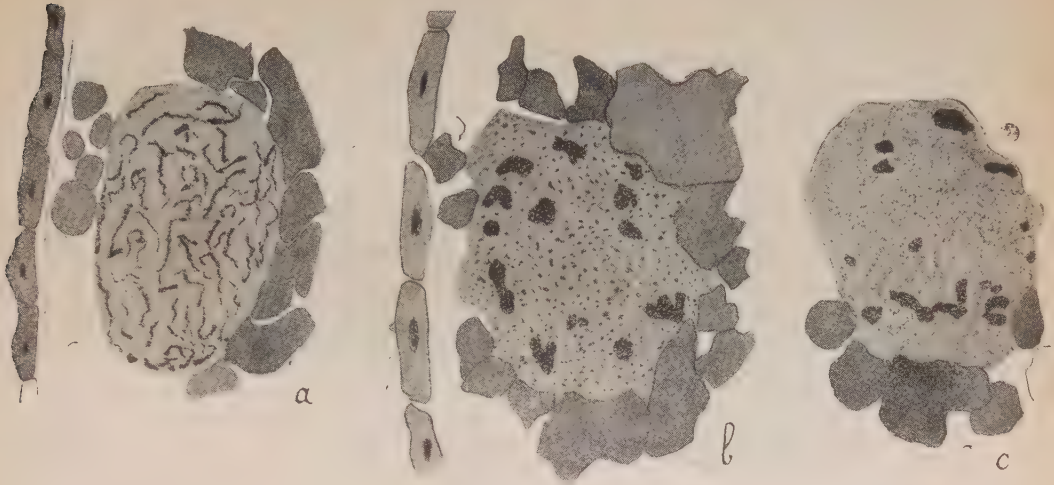


FIG. 23.

Résolution des anses nucléolaires de la deuxième génération. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration de Kull. (*Taeniothrips inconsequens*.)

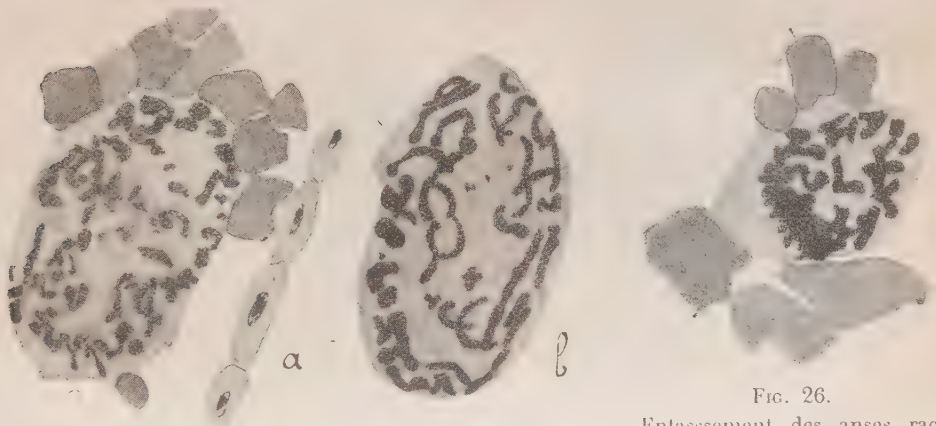


FIG. 24.

Anses nucléolaires. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hémathoxyline ferrique. (*Taeniothrips inconsequens*.)

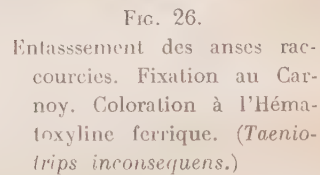


FIG. 26.

Entassement des anses raccourcies. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hémathoxyline ferrique. (*Taeniothrips inconsequens*.)

peut constater seulement la présence de morceaux volumineux et répandus irrégulièrement (fig. 13, pl. II).

Dans le cas indiqué ci-dessus, on trouve de semblables fragments en petit nombre à côté des cordons, le stade de développement de ces deux ovocytes étant à peu près identique : nous en avons conclu que la phase des gros fragments suit celle des cordons et que le passage de l'une à l'autre (fig. 12, pl. II) se fait, semble-t-il, par un phénomène semblable à celui qui

préside à la transformation des filaments en fragments à la période III de la phase I.

Période III. — Les fragments se réunissent en un seul et constituent de gros tronçons ou masses nucléolaires (fig. 14, pl. II), à partir desquels de nouveaux fragments se formeraient (fig. 15, pl. II), qui, cette fois, sont

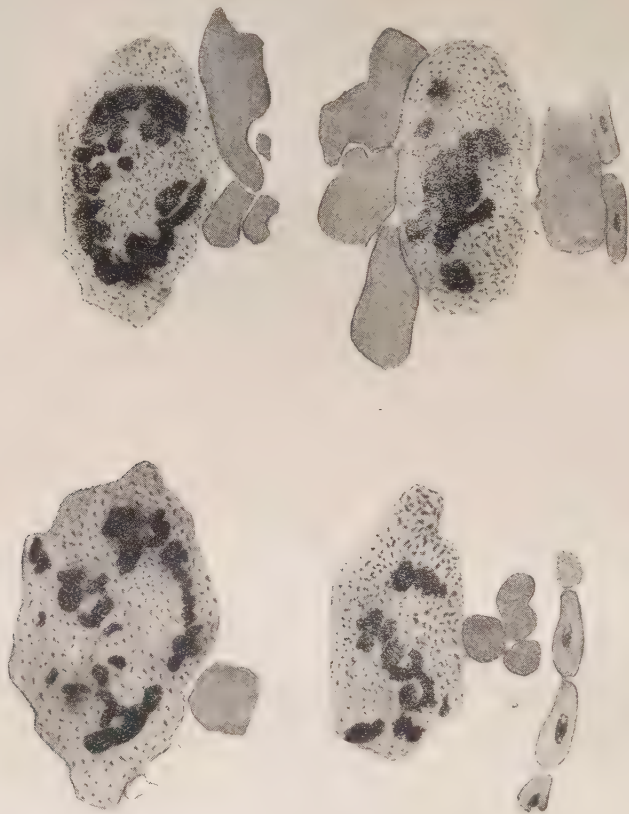


FIG. 25.

Formation des tronçons chromatiques. Fixation au Carnoy.
Coloration à l'Hématoxyline ferrique. (*Taeniothrips inconsequens*.)

répartis à la périphérie de la vésicule germinative ; on observe une vacuolisation préalable de ces éléments qui nous annonce leur fragmentation. Cette segmentation constitue le stade le plus avancé que nous ayons pu observer chez *Limothrips denticornis*, du fait que toutes les femelles que l'on coupe pendant l'été n'ont pas d'ovocytes développés et que, seuls, de rares individus présentent des œufs presque mûrs.

CONCLUSIONS. — L'évolution du complexe chromosomo-nucléolaire des ovocytes de *Limothrips denticornis* Haliday nous semble tout à fait sem-

blable à l'évolution du même élément dans les autres espèces précédemment étudiées.

Après la résolution des chromosomes des gonies, il reste seulement des granules de chromatine. Le nucléole, ou masse chromatique acidophile, prend naissance et grandit, se divise, puis donne un certain nombre de fragments qui donneront à leur tour des cordons.

A ce moment, les grumeaux de chromatine qui restaient se dissolvent

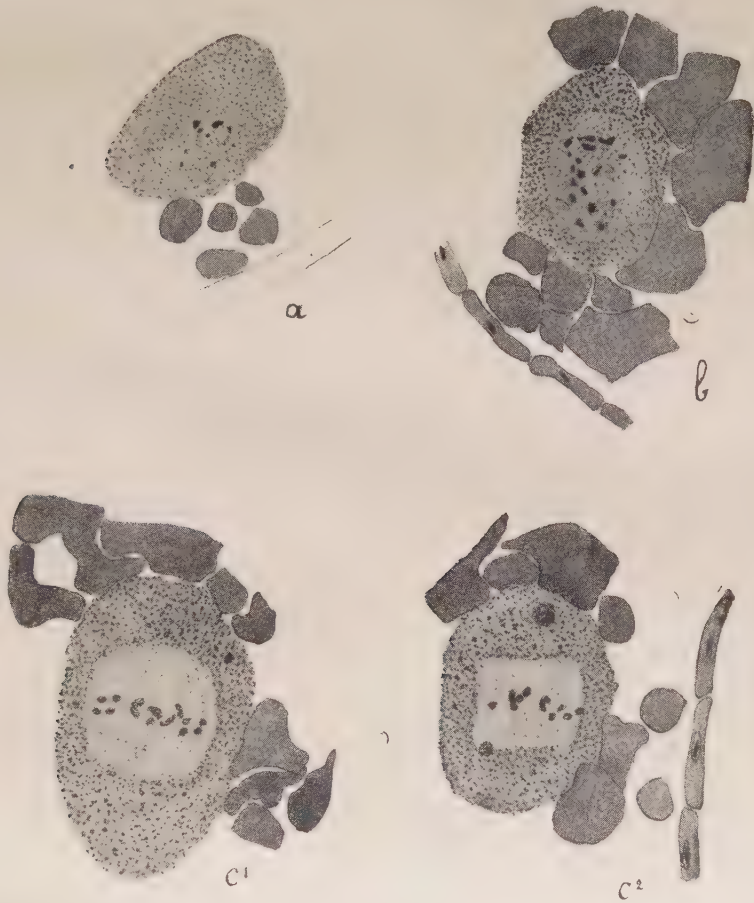


FIG. 27.

a, b) Formation des chromosomes. — c¹, c²) Coupes successives dans une plaque équatoriale. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique. (*Taeniothrips inconsequens*.)

complètement dans le suc nucléolaire, de telle sorte qu'il n'existe plus qu'un seul élément, représenté par des cordons dont nous avons décrit la formation.

A partir de maintenant, cet élément persiste seul dans les vésicules germinatives. Il subit uniquement différents changements de forme, d'us

certainement à des modifications d'ordre physique consécutives au métabolisme général de l'œuf : il y a accumulation continue de substances et l'élément nucléolaire paraît être un véritable centre d'activité métabolique.

Quant à la formation des chromosomes, nous ne savons pas de quelle manière elle se produit, car nous n'avons pas pu voir d'ovocytes plus développés. Par suite de la grande ressemblance que présentent ces phénomènes nucléolaires pendant la phase d'accroissement avec ceux qui ont été déjà décrits pour *Heliothrips haemorrhoidalis*, *Aplinothrips rufus* et *Taeniothrips inconsequens*, il est très probable que la formation des chromosomes est identique.

Nous n'avons pas observé de phénomènes synaptiques ni d'expulsion de nucléoles dans le vitellus.

Donc, les chromosomes doivent se former, à la prophase, aux dépens de l'élément nucléolaire à réaction acidophile, qui est seul visible dans les vésicules germinatives après la dissolution des chromosomes des gonies.

CONCLUSIONS GENERALES DE LA PARTIE CYTOLOGIQUE

Origine de l'élément nucléolaire.

Chez *Parthenothrips dracaenae* Heeger, *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché et *Limothrips denticornis* Haliday, les ovocytes de l'extrémité de la gaine ovarique sont au stade de dissolution des chromosomes goniaux, stade qui est plus avancé dans la dernière de ces espèces.

Dans les vésicules germinatives de *Parthenothrips dracaenae*, de courts bâtonnets peu courbés, les chromosomes, sont situés à la périphérie, tandis qu'au centre se trouve un petit nucléole. Nous n'avons pas vu l'apparition de ce nucléole primitif, mais nous assistons ensuite à une dissolution des chromosomes et à l'apparition concomitante de plusieurs nucléoles qui se réuniront plus tard en un seul.

De même, chez *Heliothrips haemorrhoidalis*, on observe des filaments flexueux à la périphérie des cytes très jeunes et un petit nucléole au centre. La dissolution de ces chromosomes ne tarde pas à se produire ici complètement, car, à des stades d'évolution correspondants, on ne trouve pas, dans les ovules de cette espèce, de grumeaux de matière chromosomique, comme chez *Parthenothrips* après la première résolution.

Le nucléole croît et se divise bientôt de telle sorte que l'on peut voir, dans des vésicules germinatives plus développées, plusieurs nucléoles et d'autres en voie de division.

Donc, la phase de premier accroissement du nucléole ou l'apparition des nucléoles subséquents (quatre ou cinq chez *Parthenothrips*) correspond à la résolution des chromosomes goniaux.

On a l'impression très nette qu'un passage de matières chromosomiques aurait lieu à ce stade vers le nucléole.

Aussi, nous pensons que le petit nucléole observé dans les cytes au moment de la résolution des chromosomes a pris naissance, lui aussi, aux dépens des chromosomes dissous les premiers.

D'ailleurs, l'origine chromosomique du nucléole a été signalée par différents auteurs pour d'autres espèces animales ou végétales.

En ce qui concerne la constitution du ou des nucléoles, en totalité ou en partie, aux dépens des chromosomes ou du réseau chromatique, deux hypothèses ont été émises : d'après certains auteurs, les nucléoles se formeraient directement, à partir de la matière chromosomique, par condensation d'un filament nucléolaire ; pour les autres auteurs, les nucléoles proviennent indirectement de la chromatine par un changement chimique.

L'origine chromatique des nucléoles a été mise en évidence par O. HERTWIG (1878), REZIUS (1881), STRASBURGER (1882), LEYDIG (1883), GUIGNARD (1885), BORN (1892), MARTENS (1893), HERTWIG (1898), FULTON (1898), LI BOSCH (1902), SCHMIDT (1904), MARIE LOYEZ (1905-1906), CAROLINE MC. GILL (1907), etc...

VON DER BAEHR, en 1920, constate que l'apparition des chromosomes coïncide avec la résolution des nucléoles et CH. CHAMPY, en 1913, conclut dans son travail à la possibilité de la reconstitution des chromosomes à la télophase, à partir du substratum visqueux.

Chez les Thysanoptères les nucléoles prennent naissance à partir des chromosomes par dissolution de la matière de ces derniers dans le suc nucléolaire et sa condensation en nucléoles avec ou sans changement chimique.

Evolution de l'élément nucléolaire.

Après la dissolution des chromosomes goniaux, qui se fait complètement (*Heliothrips haemorrhoidalis*) ou partiellement (*Limothrips denticornis* et *Parthenothrips dracaenae*) et jusqu'à la formation des chromosomes du fuseau, donc, pendant toute la phase de grand accroissement de l'ovocyte, l'élément nucléolaire est le seul élément présent dans les vésicules germinatives, en dehors de quelques grumeaux de chromatine qui persistent pendant quelque temps chez *Parthenothrips* et *Limothrips*.

On peut suivre l'évolution très compliquée de cet élément dans les ovocytes placés les uns au bout des autres dans les gaines ovariques. La formation plus ou moins avancée des grains de vitellus, ainsi que la forme et la position de la vésicule germinative dans l'œuf, nous ont permis d'interpréter le stade auquel se trouvaient les ovocytes.

Nous avons constaté une transformation continue du nucléole, qui

se présente sous des aspects très différents : ainsi, dans les vésicules germinatives des ovocytes du même individu, quelquefois se trouvant dans les mêmes gaines ovariennes, nous avons observé des fragments de forme et de taille variables, cordons plus ou moins épais, filaments entrelacés, granulations très fines, tronçons ou masses nucléolaires. D'ailleurs, on observe toujours des formes de passage entre ces figures et même la transformation d'un stade à l'autre se fait en plusieurs étapes bien distinctes.

Pendant toute la phase de grand accroissement de la vésicule germinative, on assiste à l'augmentation de volume de l'élément nucléolaire et à sa résolution. Une partie de cet élément persiste et va régénérer l'appareil nucléolaire. Il y a donc continuellement accumulation de matières nouvellement élaborées dans l'élément nucléolaire, qui est ainsi un véritable centre d'accumulation. La résolution de cet appareil nucléolaire a pour résultat la dissolution des substances emmagasinées dans les nucléoles qui seront utilisées dans le métabolisme de l'œuf.

Tous les changements de forme de l'élément nucléolaire paraissent être d'ordre purement physique et dus à une modification de la tension superficielle et de la viscosité, sous l'influence de différents excitants externes.

Pendant la phase de grand accroissement, la réaction de cet élément nucléolaire vis-à-vis des colorants est toujours la même : qu'il s'agisse de filaments, de gros fragments, de cordons plus ou moins épais, de granulations, de tronçons ou de masse nucléolaire, toutes ces figures se colorent toujours en rouge par la fuchsine acide et fixent avec la même intensité ce colorant, de même que l'hématoxyline ferrique.

Nous n'avons pas observé de modifications dans la colorabilité de cet élément, comme l'a signalé CH. CHAMPY dans ses recherches sur la spermatogénèse chez les Batraciens. D'après lui, dans une coloration (combinaison neutre) Azur-Magdala ou Bleu de méthylène, la chromatine des gonies 1 prendrait le rouge, tandis que celle des gonies 2 prendrait le bleu.

CHAMPY a constaté un phénomène à peu près semblable pour les nucléoles : ceci est dû certainement à des modifications chimiques continues qui se produisent dans l'élément nucléolaire des Batraciens étudiés.

Le seul changement de coloration que nous ayons constaté se produit au moment du passage des substances chromosomiques dans le nucléole. Chez les Thysanoptères, il n'existe aucune différence dans la colorabilité des mêmes éléments à des stades différents.

La formation des chromosomes.

a) *Apparition des chromosomes du fuseau de maturation. — Leur origine.*

Les auteurs qui nient l'individualité des chromosomes admettent qu'ils

sont néoformés à la prophase de chaque cinèse de maturation. Ces idées furent énoncées pour la première fois par DELLA VALLE en 1909 et 1912 ; depuis, d'autres auteurs se sont montrés partisans de cette théorie : parmi eux, CH. CHAMPY (1913), HOVASSE (1922), SCHITZ (1925) et MORITA (1927).

Ils pensent que le noyau à l'état de repos est homogène et qu'à la prophase les chromosomes se forment aux dépens d'une solution colloïdale, un peu comme les cristaux se forment aux dépens d'une solution vraie.

PAOLO DELLA VALLE et, plus tard, HOVASSE, comparent les phénomènes d'apparition des chromosomes avec ceux qui accompagnent l'apparition d'une phase nouvelle dans un fluide homogène.

MORITA considère les chromosomes comme prenant leur forme définitive à la prophase par accumulation propre de toute la substance chromatique : ils apparaissent dans un noyau homogène.

CHAMPY admet que le noyau à l'état de repos est homogène, mais il remarque que DELLA VALLE néglige l'existence des nucléoles dans le noyau, leur présence fréquente, sinon constante au début de la prophase, leurs divisions répétées avant l'apparition du filament et ensuite la disparition de la plupart d'entre eux.

CHAMPY dit que le substratum visqueux des chromosomes peut avoir des rapports avec le nucléole, mais il ne l'affirme pas ; il constate beaucoup de caractères communs entre ces deux substances, il a même l'impression que c'est la même matière.

D'ailleurs, CH. CHAMPY, étudiant le mécanisme de la formation des chromosomes des gonies dans la spermatogénèse des Batraciens, constate une division des nucléoles avant la formation du filament. Cet auteur croit que les nucléoles ont pris part à la formation des filaments, car ces derniers présentent au début de leur existence des nodosités qui ont temporairement, vis-à-vis des colorants, la même réaction que le nucléole.

L'origine nucléolaire, tout au moins en partie, des chromosomes définitifs a été d'ailleurs signalée par : JORDAN (1893), CARNOY et LEBRUN, pour les Batraciens (1898), HERTWIG (1898), FULTON, pour les Poissons osseux (1899), LUBOSCH, pour le Triton (1902), RHODE (1903), HARPER, pour le Pigeon (1904), CERRUTI, pour les Vertébrés (1903), JANSSENS et JOSEPH WILLEMS, pour *Alytes obstetricans* (1908), VAN CAMP G. M., pour *Clivia minuta* (1924), etc...

Chez les Thysanoptères que nous avons étudiés, pendant la phase de grand accroissement de l'œuf, le noyau contient l'élément nucléolaire, dont l'évolution très compliquée a été décrite dans ce travail.

Avant l'apparition des chromosomes du fuseau se produit une fragmentation de la matière nucléolaire, qui se présente le plus souvent à ce stade sous la forme d'une masse (*Aptinothrips rufus*, *Heliothrips haemorrhoidalis*) ou de gros nucléoles (*Parthenothrips dracaenae*). L'élément nucléo-

laire se présente également à cette phase sous la forme de gros tronçons chez *Taeniothrips inconsequens* et *Limothrips denticornis*.

La fragmentation de ces masses ou tronçons est totale chez *Aptinothrips*, *Heliothrips* et *Taeniothrips*, tandis qu'elle est partielle seulement avec gros fragments se détachant du double nucléole chez *Parthenothrips dracaenae*.

Aux dépens de ces fragments, d'origine nucléolaire, se forment les chromosomes. Ils prennent naissance directement par un simple changement de forme chez *Parthenothrips* ou par un changement à la fois physique et chimique chez *Aptinothrips rufus* et *Taeniothrips inconsequens*. Les fragments, au début de forme variable, ne tardent pas à émettre des prolongements qui s'allongent et deviennent des bâtonnets. Parfois, chez *Aptinothrips rufus*, par exemple, les fragments qui se détachent de la masse ont déjà la forme de bâtonnets.

Ailleurs, comme chez *Heliothrips*, les chromosomes se forment par une sorte d'exsudation de la substance interne des nucléoles.

A la prophase, l'élément nucléolaire se transforme entièrement (*Aptinothrips rufus*) ou partiellement (*Parthenothrips dracaenae* et *Taeniothrips inconsequens*) en chromosomes. Ainsi s'explique la présence des nucléoles après l'apparition des chromosomes et, même dans certains cas, leur persistance pendant la première division de maturation (*Parthenothrips dracaenae* et *Taeniothrips inconsequens*).

Donc, chez ces quelques espèces de Thysanoptères, les chromosomes du fuseau de la première division de maturation se forment aux dépens de l'élément nucléolaire — on pourrait dire aux dépens des substances chromosomiques primitives et aux dépens des substances élaborées ultérieurement par celles-ci.

Il semble que les substances chromosomiques soient douées du pouvoir d'élaboration seulement après reconstitution du ou des nucléoles et que la matière chromatique, qui présente les mêmes réactions que la chromatine vis-à-vis des colorants, soit une forme sous laquelle se présente cette dernière substance au moment de la division, quand l'élaboration est sinon arrêtée du moins peu active.

Qu'il s'agisse de nucléoles ou de chromosomes, nous nous trouvons toujours en présence d'une même substance qui subit des modifications physiques et chimiques en passant d'une forme à l'autre.

b) La formation des dyades.

Les chromosomes se présentent sous la forme de dyades, qui sont le plus souvent en V (*Parthenothrips*) ou en anneau (*Aptinothrips*) ; toutefois, des dyades en croix sont également fréquentes chez *Aptinothrips*, *Parthenothrips* et *Heliothrips*.

Les auteurs, qui expliquent la réduction numérique des chromosomes à la prophase, admettent la formation d'une même dyade aux dépens de deux chromosomes différents.

La conjugaison de ces chromosomes à la prophase se fait d'après deux processus distincts :

a) La conjugaison bout à bout (métacopulation prophasique) a été admise par MONTGOMERY (1900) pour un *Peripatus*, SUTTON (1902), FARMER et MOORE (1903 et 1905), MOORE et EMBLETON (1906) pour un Triton ; STEVENS (1903) pour *Sagitta*, GROSS (1904 et 1906) pour *Syromastes* et *Pyrrhocoris*, DUBLIN (1905) pour *Pedicellina*, FOOT et STROBEL (1905) pour *Allobophora*, MONTGOMERY (1905) pour *Lycosa*, etc...

b) La conjugaison parallèle (par copulation prophasique) des filaments à la prophase a été admise par RUCKERT (1892), FICK (1895), WINIWARTHER (1900), etc.

D'après ce dernier, la conjugaison se ferait pendant la phase synaptique. Cette idée est reprise par A. et K. SCHREINER (1904-1905) ; JANSSENS (1905) explique la formation du filament leptotène par des filaments qui sont réunis bout à bout. Au stade leptotène, ces filaments se réunissent de telle sorte que la fissuration qui se produit à la prophase sépare deux chromosomes. Cette idée a été reprise par SCHOENFELD (1901), MARÉCHAL et TRETPAKOFF (1904), GRÉGOIRE, BONNEVIE et SERAT (1905), SCHREINER et STEVENS (1906), VAN MOLLE (1907), BERGUS (1909), VAN HOOFF (1911), CHAMPY (1913), etc., etc.

Par contre, FLEMMING (1887) et MEVES (1896) avaient constaté que les anneaux chromatiques de la prophase résultaient de la fissuration d'un même chromosome.

Chez les Thysanoptères, le phénomène de transformation des chromosomes en dyades ne peut être rapporté à l'opinion de la première série d'auteurs cités.

Par contre, ce phénomène se rapproche des observations faites par FLEMMING et MEVES : Après l'apparition des bâtonnets qui sortent tout formés de la masse nucléolaire (cas fréquent chez *Aptinothrips*) ou qui proviennent d'un fragment issu de ce dernier élément, il semble bien qu'il y ait une division longitudinale donnant des bâtonnets parallèles (phénomène très distinct chez *Parthenothrips*).

Ces bâtonnets changent de position relative et il en résulte différentes formes de dyades : si les bâtonnets s'écartent l'un de l'autre par une seule extrémité, on a les formes en V, tandis que si les parties médianes s'éloignent seules l'une de l'autre, les extrémités restant soudées, on a les dyades en anneaux, fréquentes chez *Aptinothrips rufus* ; les dyades en V ou en anneau peuvent donner des dyades en croix par une sorte de rotation.

Dans une même espèce et dans les mêmes vésicules germinatives, on peut remarquer en même temps différentes formes de dyades, bien que,

souvent, une forme soit prépondérante. L'évolution de ces dyades peut passer par toutes les formes décrites ou s'arrêter à l'une d'elles.

Le phénomène de fissuration des chromosomes paraît être un phénomène d'ordre physique, résultant d'une nouvelle variation de la tension superficielle, sous l'influence de différents excitants externes.

Individualité et nombre des chromosomes.

Chez les Thysanoptères, la formation des chromosomes à la prophase aux dépens de l'élément nucléolaire ne peut pas s'accorder avec la théorie de l'individualité des chromosomes et surtout avec la différence qualitative de ceux-ci.

La coïncidence du phénomène de résolution des chromosomes goniaux avec l'apparition des nucléoles nous montre le passage de ces substances chromosomiques dans l'élément nucléolaire qui, après une évolution plus ou moins compliquée, donnera les chromosomes du fuseau.

Donc, les matières chromosomiques primitives prendront part, à côté des éléments nouvellement élaborés, à la constitution des chromosomes, mais leur répartition est régie par le hasard seul. Quant au nombre des chromosomes dans les espèces où leur numération est moins difficile, grâce à un nombre peu élevé et à une taille plus grande, il varie entre des limites très rapprochées.

Les seules variations que nous ayons pu mettre en évidence sont de une, deux ou trois unités. Ainsi, chez *Taeniothrips inconsequens*, il y a 18 à 20 chromosomes dans toutes les plaques équatoriales. D'ailleurs, ces variations peuvent être dues simplement à un mauvais comptage, car une partie des chromosomes a commencé déjà à se diviser et on peut alors se tromper facilement.

Chez *Parthenothrips dracaenae*, le nombre des chromosomes, soit 15, est à peu près constant à toutes les prophases que nous avons observées. Très exceptionnellement, nous avons pu voir 14 chromosomes.

D'ailleurs, il nous semble que la néoformation des chromosomes à la prophase peut fort bien s'accorder avec la fixité du nombre des chromosomes : il doit s'établir un équilibre correspondant à un nombre fixe, par exemple quinze pour *Parthenothrips dracaenae*, le seul nombre qui puisse se concilier avec la vie normale des individus appartenant à la même espèce.

Ce nombre fixe de chromosomes correspond à une quantité constante de chromatine de la vésicule germinative pour un même stade et pour une même espèce dans des conditions identiques.

(Mémoire déposé en juin 1930.)

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1861. — GEGENBAUR C.: Über den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung. (Muller's Archiv., 1881.)
1862. — LEREBoullet A.: I. Recherches d'embryologie comparée. — II. Sur le développement du Lézard. (*Ann. de Sc. Nat. Zool.*, t. XVII.)
1863. — GIRARD: Sur un fait intéressant de parthénogénèse. (*Ann. Soc. Ent. France*, 4^e série, t. III.)
1872. — EIMER Th.: Untersuchungen über die Eier der Reptilien. (*Archiv f. Mikr. Anat.*, Bd. VIII.)
1873. — BALBIANI E. S.: Sur la cellule embryogène de l'œuf des Poissons osseux. (*C. R. Ac. Sc. de Paris*; t. LXXVII.)
1874. — KALTENBACH: Die Pflanzenfeinde a.d.; Klasse der Insecten, p. 706.
1876. — HERTWIG R.: Beiträge zur einheitlichen Auffassung der Verschiedenen Kernformen (*Morph. Jahrb.*, Bd. II.)
1878. — BALBIANI: La parthénogénèse. (*Journ. Microg.*, II.)
1878. — BALFOUR F. M.: On the structure and development of the vertebrate ovary. (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. XVIII.)
1878. — BRANDT A.: Über das Ei und seine Befruchtungsstätte. (Leipzig. 1878.)
1878. — HERTWIG O.: Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung Eies. (*Morph. Jahrb.*, Bd. IV.)
1880. — SCHAFER E. A.: On the structure of the immature ovarian ovum in the common Fowl and in the Rabbit. (*Proc. of the Roy. Soc. of London*, n° 202.)
1881. — YUNG E.: Sur l'influence de la nature des aliments sur la sexualité. (*C. R. Ac. Sc.*, I, XCIII.)
1882. — FLEMMING W.: Zellsubstanz kern und Zelltheilung. (Leipzig. 1882.)
1883. — VAN BENEDEN: Recherches sur la maturation. (*Arch. Biol.*, t. IV.)
1883. — ROULE L.: La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadés. (*C. R. Ac. Sc. Paris*.)
1884. — CARNOY J. B.: La biologie cellulaire. Etude comparée de la cellule dans les deux règnes. Liège.
1884. — WILL I.: Über die Entstehung der Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibiën und Insekten. (*Zool. Anz.*, Bd. VII.)
1885. — CARNOY J. B.: La cytodierèse chez les Arthropodes. (*La Cellule*, t. I.)
1886. — LINDEMANN: Die am Getreidelebenden Thrips-Arten Mitelrussland. (*Bull. Soc. Imp. et Nat. d. Moscou*, n° 4.)
1887. — KORSCHULT E.: Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung des Insekteneiers. (*Zeit. Wiss. Zool.*, Bd. XIV.)
1887. — MEUNIER: Le nucléole de *Spirogyra*. (*La Cellule*, t. III.)
1887. — SCHULTZE O.: Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. (*Zeitsch. Wiss. Zool.*, Bd. XIV.)
1888. — BLOCHMANN: Über die Richtungskörper bei unbefruchteten sich entwickelnden Insekteneiern. (*Verh. Nat. und Heidelberg*, Bd. II.)
1888. — JORDAN: Anatomie und Biologie der Physapoda. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 47 Bd., S. 541-620.)
1888. — LEYDIG F.: Beiträge zur Kenntniss der Tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. (*Spengel's Zool. Jahrb.*, Bd. III.)
1888. — SCHARFF R.: On the intra-ovarian Egg of some osseous Fishes. (*Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. XXVIII.)

1889. — KORSCHOLT E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. (*Zool. Jahrt. Abt. f. Anat. u. Ontogenie der Tiere*, Bd. IV.)
1890. — LAMEERE Aug.: Réduction karyogamique. (Thèse.)
1891. — REUTER O. M.: Thysanoptera, fauna i finska orangerier Medd. (*Soc. Faun. Fenn. H. H.*, S. 161-167.)
1892. — BORN G.: Die Reifung des Amphibieneies und Befruchtung unreifer Eier bei *Triton taeniatus*. (*Anat. Anz.*, Bd. VII.)
1892. — HÄCKER V.: Die Eibildung bei *Cyclops* und *Centrocampus*. (*Spengel's Zool. Jahrb.*, Bd. V.)
1892. — PRENANT A.: Comparaison de la spermatogénèse et de l'ovogénèse. Valeur Morphologique de la Scolopendre. (*C. R. de Soc. Biol.*)
1892. — RUCKERT J.: Zur Entwicklungsgeschichte des ovarialeies bei Selachiern. (*Anat. Anz.*, Bd. VII.)
1893. — FICK R.: Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. LVI.)
1894. — CUNNINGHAM J. L.: The ovaries of Fishes. (*Journ. Mor. Biol. Ass.*, vol. III, n° 2.)
1895. — HÄCKER V.: Die Vorstadium der Eireifung. (*Arch. f. Mick. Anat.*, Bd. XLV.)
1895. — UZEL H.: Monografie Radu « Thysanoptera ».
1896. — FRANK: Die Krankheiten d. Pflanzen. (Bd. III, pp. 133.)
1898. — BÖHMIG L.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemerziene. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. LXIV.)
1898. — BUFFA P.: Contributa allo studio anatomico dell *Heliothrips haemorrhoidalis*. (*Rivista di patol. veg.*, Ann. VII, fasc. 1 et 2.)
1898. — CUNNINGHAM J.: On the Histology of the Ovary and the ovarian ov. in certain marine Fishes. (*Quart. Journ. of Mer. Sc. n. s.*, vol. XL)
1898. — HERTWIG R.: Über die Bedeutung der Nucleolen. (*Sitz. ber. der Gesellsch. f. Morph. u. Physiol.*, München, Bd. XIV.)
1898. — D. LEUSSEN: Contribution à l'étude du développement et de la maturation des œufs chez l'*Hydatina senta*. (*La Cellule*, t. XIV, 2^e fascicule.)
1898. — MONTGOMERY Th.: Comparative cytological studies with special regard of the morphology of the nucleolus. (*Journ. of Morph.*, vol. XV, n° 2.)
1899. — CARNOY et LEBRUN: La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. Les Urodèles: Axolotl. *Siredon pisciformis*. (*La Cellule*, t. XVII.)
1899. — GUÉNOT L.: Sur la détermination du sexe chez les animaux. (*Bull. Sc. Fr. et B.*, t. XXXII.)
1899. — FULTON T. W.: On the Growth and Maturation of the ovarian eggs of Teleostean Fishes. (*Sixteenth An. Rep. Fish. Board for Scotland*, Part. III.)
1899. — GIARD A.: La parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires. (*Cinquantenaire de la Soc. de Biol.*, vol. jubilaire, Paris.)
1899. — OBST P.: Untersuchungen über das Verhalten des nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. LXII.)
1899. — PRENANT: a) Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. (*La Cellule*, t. IV.)
b) Observations cytologiques sur les éléments séminaux chez les Reptiles. (*La Cellule*, t. IV.)
1900. — BOUIN M.: Histogénèse de la glande génitale femelle chez *Rana temporaria*. (*Arch. d. Biol.*, t. XVII.)
1900. — MONTGOMERY F. H.: The spermatogenesis of the *Peripatus (Peripatopsis) balfouri* up to the formation of the spermatid. (*Zool. Jahrb. Anat. Ontog.*, vol. 14.)
1900. — MC. CLUNG: The spermatocyte division of *Acrididae*. (*Kans. Univ. Sc. Bull.*, vol. I.)
1900. — SHARP D.: Insects Part. (*Cambridge Nat. Histor.*, II, pp. 293.)
1900. — WEISSMAN: Über die parthenogenese der Bienen. (*Anat. Anzeiger*, XXI.)

1901. — KOHLBRUGGE J. H. F.: Die Entwicklung des Eies vom Primordialstadium bis zum Befruchtung. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LVIII.)
1902. — HINDS W. E.: Contribution to a monograph of the insects of the order Thysanoptera inhabiting North America. (*Proc. U. S. Dept. Agr. Dir. Ent.*, Circ., 151.)
1902. — LUBOSCH W.: Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritonies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. (*Jen. Zeit. f. Naturw.*, Bd. XXXVII, n. F. XXX.)
1902. — MC. CLUNG: The spermatocyte division of *Locustidae*. (*Trans. Univ. Sc. Bull.*, vol. I.)
1902. — REUTER E.: Berättelse öfver skadeinsekters uppträdande Finland. Landbrucksstyrelsens Meddelanden, n. XXXIX.
1902. — REUTER: Die Weissähigkeit der Getreidearten. (*Zeit. f. Pflanzenkrankh.*, Bd. XII.)
1903. — RHODE E.: Untersuchungen über den Bau der Zelle. Kern und Kernkörper. (*Zeit. wiss. Zool.*, Bd. LXXIV.)
1903. — STEVENS: On the ovogenesis and spermatogenesis of *Sagitta bipunctata*. (*Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog.*, t. XVIII.)
1904. — CUÉNOT L.: Y a-t-il une relation entre le sexe et la taille des œufs chez les Lépidoptères? (*Arch. Zool. Exp.*, 4^e sér., t. III.)
- 1904 a) — GRÉGOIRE: Réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. (*La Cellule*, vol. 22.)
- 1904 b) — Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. (*La Cellule*, vol. 22.)
1904. — HARPER E. H.: Fertilisation and early development of Pigeon's egg. (*The Amer. Journ. of Anat.*, Baltimore, vol. III.)
1904. — LUBOSCH W.: Untersuchungen über die Morphologie des Nennaugeneies. (*Jen. Zeit. f. Natur.*, Bd. XXXVIII.)
1904. — MARCHAL Paul: Recherches sur la Biologie et le Développement des Hyménoptères parasites. — I. La Polyembryonie spécifique ou Germinogonie. (*Arch. Zool. Exp.*, vol. II, p. 257-335.)
1904. — SCHMIDT V.: Die Wachstumsperiode der Eier von *Proteus anguinus*. (*Anal. Hefte*, Bd. XXVII.)
1905. — CERRUTI: Sulle risoluzioni nucleolari nella vesicola germinativa degli oociti di alcuni vertebrati. (*Anat. Anz.*, Bd. XXVI.)
1905. — SCHREINER A. et K.: Neue studien über die chromatinreifung der Geschlechtzellen. Die Reifung der Geschlechtzeller von *Salamandra maculosa*, *Spinax niger* und *Myxine glutinosa*. (*Arch. de Biologie*, t. XXII.)
1905. — STEVENS N. M.: Study of the Germ. Cells of *Aphis rosae* and *Aphis œnotherae*. (*Journ. Exper. Zool.*, vol. 2.)
1905. — TELLYESNICKI (K. Von): Ruhekerne und mitose. (*Arch. für Mikr. Anat.*)
- 1905-1906. — LOYEZ M.: Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. (*Arch. Anat. microsc.*, Paris, t. VIII.)
1906. — MC. GILL C.: Behaviour of the nucleoli during oogenesis of the Dragon fly with especial reference to synapsis. (*Jena. Zool. Jahrb.*, pp. 207-230.)
1906. — MONTGOMERY F. H.: Chromosomes in the spermatogenesis in the Hemiptera heteroptera. (*Trans. Amer. Phil. Soc.*, vol. 2.)
1906. — MOORE et EMBLETON: On the synapsis in Amphibia. (*Proceed. of the Roy. Soc. of London*, t. LXXVII.)
1907. — MEVES E.: Die Spermatocyteilung bei der Honigbiene. (*Arch. f. Mikr. Anat.*, vol. 72.)
1907. — SOYER Ch.: Considération théorique sur l'ovogénèse des Insectes. (*C. R. Soc. Biol.*, t. 62, pp. 1137-1139.)
1907. — WASSILIEFF A.: Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. (*Arch. f. Mikr. Anat.*, vol. 70.)

1908. — JANSSENS F. A. et Joseph WILLEMS : La spermatogénèse dans l'*Alytes obstetricans*. (*La Cellule*, t. 25.)
1909. — DEBAISIEUX P. : Le début de l'ovogénèse dans le *Dytiscus marginalis*. (*La Cellule*, vol. 25.)
1909. — DELLA VALLE P. : L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero di cromosomi. (*Arch. Zool. Ital.*, vol. 4.)
1909. — JANSSENS F. A. : La théorie de la chiasmotypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. (*La Cellule*, vol. 25.)
1909. — RUSSELL H. M. : The greenhouse Thrips. (*U.S. Dept. Agr. Bur Ent. Bull.* n° 64, Part. VI.)
1910. — REGAUD : Etude sur la structure du tube séminifère et la spermatogénèse chez les mammifères. (*Arch. d'Anat. Microsc.*, t. XI.)
1911. — BUFFA P. : Studi interno al ciclo parthenogenetico dell *Heliothrips haemorrhoidalis* Redia. (*Tirrenze*, vol. VII, fasc. 1.)
1911. — DEHORNE A. : Recherches sur la division de la cellule. (*Arch. Zool. Exp.*, s. 5. t. IX.)
1911. — FRASER I. et SNELL J. : The vegetative division in *Vicia Faba*. (*Ann. of Bot.*, XXV.)
1912. — FOOK et STROBELL E. C. : A study of chromosomes and chromatin nucleoli in *Enschistus crassus*. (*Arch. f. Zellf.*, vol. 9.)
1912. — DELLA VALLE P. : La morfologia de la cromatina dal punto di vista fisico. (*Arch. Zool. Ital.*, vol. 6.)
1912. — RUSSELL H. M. : The bean Thrips. (*U. S. Dept. Agr. Bur. Ent.*, Bull. 118, p. 1-49.)
1913. — CHAMPY Ch. : Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. (*Arch. Zool. Exp.*, t. 52.)
1913. — BOLLES LEE : La structure du noyau et des chromosomes au repos. (*La Cellule*, t. XXVIII.)
1913. — KURDJUMOV : Les insectes nuisibles aux céréales dans la Russie Centrale et du Sud. (*Travaux Stat. Exp. Agric. Pottava, Sec. d'Ent. Agric.* [en russe].)
1913. — SAEDELEER A. (de) : Contribution à l'étude de l'ovogénèse ; l'*Ascaris megalocephala bivalens*. (*La Cellule*, t. 28.)
1913. — SCERRACOFF : Notes sur la faune de Dermatoptères et Neuroptères de Russie. (*Rev. Russe d'Ent.*, XIII [en russe].)
1914. — HEGNER Robert W. : Studies of the Germ-Cells. (*Anat. Anz. Jena*, 46.)
1914. — SHULL A. F. : Biology of the Thysanoptera. (*Amer. Nat.*, vol. XLVIII.)
1914. — TAYLOR : The chromosome complex of *Culex pipiens*. (*Q. J. Microsc. Sc.*, London, 60, pp. 377-398.)
1914. — THULEIN : Zur Kenntnis der Oocyten von *Vespa germanica*. (*Anat. Anz. Jena*, 46, pp. 600-608.)
1914. — VESELY : Neue Ansichten über die Chromatinveränderungen während der Ovogenese der Orthopteren. (*Congr. Intern. Zool.*, Monaco, 9.)
1914. — VOINOV D. : Sur un nouveau mécanisme déterminant le dimorphisme des éléments sexuels ; chromosomes à polarité variable. (*Paris. C. R. Soc. Biol.* 76 pp. 509-511.)
1915. — DEDERER P. H. : Oogenesis in *Philosamia cynthia*. (*J. Morph.*, Philadelphia, 26, 1-29.)
1915. — SHULL A. F. : Parthenogenesis in *Anthothrips verbasci*. (16th Ann. Rep. Michigan, Acad. Sc., pp. 46-48.)
1916. — METZ Charles W. : Chromosomes studies on the Diptera. — I. The paired association of chromosomes in the Diptera and its significance (*Journ. Exper. Zool.*, XXI.)
1916. — ROBERTSON W. B. B. : Chromosome studies. (*Journ. Morph.*, Philadelphia 27, pp. 179-279.)
1917. — SHULL A. F. : Sex determination in *Anthothrips verbasci*. (*Genetics*, 2, pp. 480-488.)
1918. — HANCE : Variation in somatic chromosome. (*Biol. Bull.*, tome XXXV.)

1918. — CUTLER D. W.: Natural and artificial parthenogenesis in animals. (*Mem. Proc. Manchester Lit. Phil. Soc.* 64, 1-42.)
1918. — GUYÉNOT: L'œuvre de Morgan Th. H. et le mécanisme de l'hérédité. (*Revue Gén. de Sc.*, t. XXIX, pp. 262-302.)
1919. — DEHORNE: Détermination du nombre des chromosomes dans les larves de *Corethra plumicornis*. (*Arch. Zool. Exp.*, Paris 58, notes 125-130.)
1919. — MAUPAS E.: Expériences sur la reproduction asexuelle des Oligochètes. (*Bull. Biol. France et Belg.*, LIII.)
1919. — RABAUD Et.: L'Hérédité et la Variation.
1920. — BAEHR V. B. (de): La spermatogénèse et l'ovogénèse chez le *Saccocirrus major*, suivies d'une discussion générale sur le mécanisme de la réduction chromatique. (*La Cellule*, t. XXX.)
1920. — BAEHR V. B. (de): Recherches sur la maturation des œufs parthénogénétiques dans l'*Aphis palmarum*. (*La Cellule*, t. XXX.)
1920. — HOGGEN L. T.: Studies on synapsis oogenesis in the Hymenoptera (*Proceed. Roy. Soc.*, B. XCI.)
1920. — RABAUD Et.: Éléments de Biologie générale.
1920. — SCHITZ V.: Sur la spermatogénèse chez *Cerithium vulgatum* Brug., *Turitella triplicata* Brocchi (*mediterranea* Monterosato) et *Bittium reticulatum* da Costa. (*Arch. Zool. Exp.*, t. LVIII.)
1920. — STRANAK F.: A contribution to a knowledge of the phytopathological importance of Thrips. (*Zemedelsky Arch.*, Prag., pp. 1-5.)
1921. — CUÉNOT L.: La genèse des Espèces animales.
1921. — LITARDIÈRE R. (de): Recherches sur l'élément chromosomique. (*La Cellule*, XXXI.)
1922. — HOVASSE R.: Contribution à l'étude des chromosomes; variation du nombre et régulation en Parthénogénèse. (*Bull. F. et B.*, VI.)
1922. — THEOBALD F. V.: Thrips in corn. (*Journ. Kent Farmer's Union* (sine loco), XII, n° 2, 2 pp.)
1922. — VANDEL A.: La spanandrie géographique des Isopodes terrestres. (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXIV.)
1923. — JOHN O.: Fakultative viviparität bei Thysanopteren. (*Ent. Mitteil.*, Bd. XII.)
1923. — KNECHTEL W. K.: Thysanoptere din Romania. (*Bull. Agric.*, Vol. II, III, IV.)
1923. — RAYMOND G.: Contribution à l'étude des Thrips attaquant les OEillet. (*Ann. Soc. Linn. Lyon*, t. LXII.)
1923. — SCHRADER F.: A study of the chromosomes in three species of *Pseudococcus*. (*Arch. Zellforschung*, Leipzig 17, pp. 45-62.)
1924. — MARTENS P.: Le cycle du chromosome somatique. — II. *Listera ovata*. (*La Cellule*, 36, p. 180.)
1924. — CAVAZZA: Studio sperimentali di alcuni casi di determinazione del sesso et di parthenogenesis. (*Redia*, 19-68.)
1924. — KOWALSKY: Les phénomènes de café et d'anachromase dans les autosomes et l'hétérochromosome des cinèses spermatogoniales de deux orthoptères: *Stenobothrus vagans* Téel. et *Acrotylus insubricus* Scop. (*La Cellule*, t. 36.)
1924. — VAN CAMP G. M.: Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique. [*Clivia minuta* Regel]. (*La Cellule*, t. 34.)
- 1925 a. — ARTOM CESARE: Gigantissimo e costituzione genetica nelle razze e nelle specie tetraploidi. (*Revista di Biologia*, VII.)
- 1925 b. — — Tetraploidissimo e gigantissimo. (*Intern. Rev. Gesamt. Hydrobiol. Hydrogr.*, XVI.)
1925. — BARANOW P.: Das Verhalten des Nucleolus von *Galtonia candicans* während der Reduktionsteilung. (*Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, XLIII, p. 483-489.)
1925. — BENOT P.: L'ovogénèse et les premiers stades du développement chez la Myriothèque et chez la Tubulaire. (*Arch. Zool. Exp.*, t. 64, pp. 85-326.)
1925. — GUYÉNOT E.: Chromosomes et Morphogénèse. Réponse à M. Hovasse. (*Bull. Biol. F. et B.*, t. LIX.)

1925. — HEBERER G.: Die Furchungsmitosen von *Cyclops viridis* und das chromosomen-individualitätsproblem. (Zool. Anz., Bd. 63.)
1925. — HOVASSE R.: Le chromosome du génétiste peut-il être celui du cytologiste? Réponse à M. Guyénot. (Bull. Biol. F. et B.)
1925. — KOCH A.: Morphologie de la période d'accroissement dans les œufs des Chilopodes. (Zeit. f. Zellf. u. Mikr. Anat., II, pp. 293.)
1925. — SCHITZ V.: Etude sur l'évolution des éléments génitaux chez les Mollusques ptéropodes. (Biologica Generalis, vol. I.)
- 1925 a. — VANDEL A.: *Planaria subtentaculata* Drap. n'est qu'une race asexuée de *Planaria gonocephala* Dugas. (Bull. Biol. F. et B.)
- 1925 b. — — Recherches sur la sexualité des Isopodes, ses conditions naturelles et la reproduction chez les Isopodes terrestres. (Bull. Biol. F. et B., t. LIX.)
1925. — VOINOV D.: Les éléments sexuels de *Gryllotalpa* Latr. (Arch. Zool., Paris 63.)
1926. — ARTOM CESARE: Tetraploidissimo e gigantissimo Esame comparativo degli stadi postembrionari del *Artemia salina* diploide e tetraploide. (Inter. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr., XVI.)
1926. — KOSMINSKY P.: Modification du nombre de chromosomes dans les spermatocytes de *Limantria dispar* par action d'une température élevée. (En russe, avec sommaire en français.) (Arch. Zool. Russe, Moscou, 6, pp. 69-74.)
1926. — LENOIR M.: Biologie de la Cellule. Résolution des chromosomes. Leurs rapports entre elles et avec la cinèse. (Arch. de Morph., fasc. 26.)
1926. — PRIESNER H.: Die Thysanopteren Europas. (Abteil I, Abt. II.)
1926. — SCHRADER: Haploidy in *Icerya purchasi*. (Zeit. wiss. Zool., CXVIII.)
1926. — SENJANINOVA M.: Das Verhalten des nucleolus und der Trabanten während den somatischen mitosen und den Reifeteilungen bei *Ranunculus acer* L. (Zeit. f. Zellf. u. Mikr. Anat., III, 417-427.)
1926. — STROPOE J.: L'appareil de Golgi dans la vitellogénèse chez la *Nepa cinerea*. (C. R. Soc. Biol., Paris, 95, pp. 142-143.)
1927. — ANAEL W. F.: Neuere Arbeiten zur Zytologie der natürlichen Parthenogenesis der Tiere. (Z. indukt. Abstam. vererb. Lehre, Berlin, 45, pp. 232-278.)
1927. — MC. CLUNG C.: Synapsis and related phenomena in *Mecostethus* and *Leptysma* [Orthoptera]. (Journ. Morph., Philadelph., 43, pp. 181-251.)
1927. — MAC GILL E.: The biology of Thysanoptera with reference to the cotton plant. The relation between temperature and life cycle in a saturated atmosphere. (Ann. Appl. Biol., London, 14, pp. 501-512.)
1927. — MORITA J.: Contribution à l'étude de la fixité du nombre des chromosomes. Les chromosomes dans la première division spermatocytaire de *Mecostethus grossus* Linn. [Orthoptères]. (Bull. Biol. Fr. et B., LXI.)
1927. — PRIESNER H.: Die Thysanopteren Europas. (pp. 343-568.)
1927. — VANDEL A.: La cytologie de la Parthénogénèse. (Bull. Biol. F. et B., t. LXI, f. 2.)
1927. — WINIWARTEH H.: Etude du cycle chromosomique chez diverses races de *Gryllotalpa* Latr. (Arch. Biol., Paris, 37, pp. 515-572.)
1927. — WINIWARTEH H. (de): Les phénomènes intimes de la parasyndèse. (C. R. Ass. Anat., 22, Réunion London Ass.)
1928. — DEHORNE A. et ROSSELET C.: Le nucléo-rouge dans les cellules séricigènes des Phryganides donne naissance au chondriome. (C. R. Soc. Biol.; 99, 575.)
1928. — POMEYROL R.: La Parthénogénèse des Thysanoptères. La maturation des œufs parthénogénétiques chez l'*Heliothrips haemorrhoidalis*. (Bull. Biol. F. et B., t. LXII.)
1928. — PRIESNER H.: Die Thysanopteren Europas. (PP. 569-755.)
1928. — WARDLE, MAC GILL et SIMPSON: Biology of Thysanoptera with reference to the cotton plant. (Ann. Appl. Biol., 14, pp. 482-528.)
1928. — ROSKIN G. et SCHISCHLAEWA J.: Die Kernteilung bei Trypanosomen. Arch. f. Protistenk., LX, 461-482.)

1929. — GUYÉNOT et NAVILLE : Les chromosomes et la réduction chromatique chez *Drosophila melanogaster*. (*La Cellule*, t. XXXIX, fasc. 1.)
1929. — HIRSCHLER : Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (appareil de Golgi) dans les spermatocytes de *Palomena viridissima* Poda. (Rhynchote, Pentatomide). (*C. R. Sol. Biol.*, p. 269.)
1929. — KARTER J. Mc. A. : Morphologie and division of *Chlamydomonas* with reference to the phylogenie of the *Flagellata* neuromotorsystem. (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, XXXIII, 125-168.)
1929. — MARTENS P. : Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. (*La Cellule*, 39, fasc. 2.)
1930. — GIMPU V. : Satellites des chromosomes dans le règne végétal. (*Bull. d'Hist. appl. à la phys. et path.*, n° 5, p. 149.)
1930. — GUYÉNOT E. : La Variation et l'Evolution. Paris.
1930. — MUKERJI R. N. : The nuclear reaction in *Apanteles* sp. with special reference to the secondary Nuclei and the germ-cell determinant of the egg. (*Proc. R. Soc. B.*; 131-139.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire chez *Parthenothrips dracaenae* Heeger

- FIG. 1 (a, b, c et d). — Coupes longitudinales dans l'extrémité d'une gaine ovarique jeune. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 2. — Ovocytes plus avancés. Stade de gros nucléole. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 3, 4, 5, 6 et 7. — Ovocytes jeunes. Coloration à l'Hématoxyline ferrique jusqu'à décoloration de la matière chromosomique.
- FIG. 8. — Ovocyte jeune. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration de Kull.
- FIG. 9. — Stade de gros nucléole. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 10 (a et b), 11 et 12 (a, b et c). — Résolution du nucléole et formation des chromosomes. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 13 et 14. — Résolution nucléolaire. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration de Kull.
- FIG. 16, 17 et 18. — Résolution des nucléoles et formation des chromosomes. Coloration à l'Hématoxyline ferrique; différenciation normale.
- FIG. 15 et 21. — Résolution du nucléole. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique; différenciation jusqu'à décoloration de la matière chromosomique.
- FIG. 16, 18 et 19. — Formation des chromosomes. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 20. — Télaphase de la première division de maturation. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.

PLANCHE II

Evolution du complexe chromosomo-nucléolaire chez *Limothrips denticornis* Hal.

- FIG. 1. — Coupe longitudinale dans l'extrémité d'une gaine ovarique jeune. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 2. — Coupe longitudinale dans l'extrémité d'une gaine ovarique jeune. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 3. — Fragmentation de la masse nucléolaire. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 4. — Fragmentation poussée de la masse nucléolaire. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 5 et 6. — Filaments nucléolaires nombreux. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 8, 9 et 10. — Filaments plus courts et épais. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 11. — Matière chromatique disposée en granulations. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 12. — Anses nucléolaires. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 13 (a et b). — Gros nucléoles succédant à la phase de la figure précédente. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 14. — Tronçons nucléolaires. Fixation au Duboscq-Brasil. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.
- FIG. 15. — Fragments nucléolaires. Vacuolisation de ces éléments. Fixation au Carnoy. Coloration à l'Hématoxyline ferrique.

DEUXIEME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

CONDITIONS DE GISEMENT DES PÉTROLES (ROCHES MÈRES ET ROCHES MAGASINS
TECTONIQUES).

Ascension de la sans limite

Vu et approuvé :

Paris, le 5 Juillet 1930,

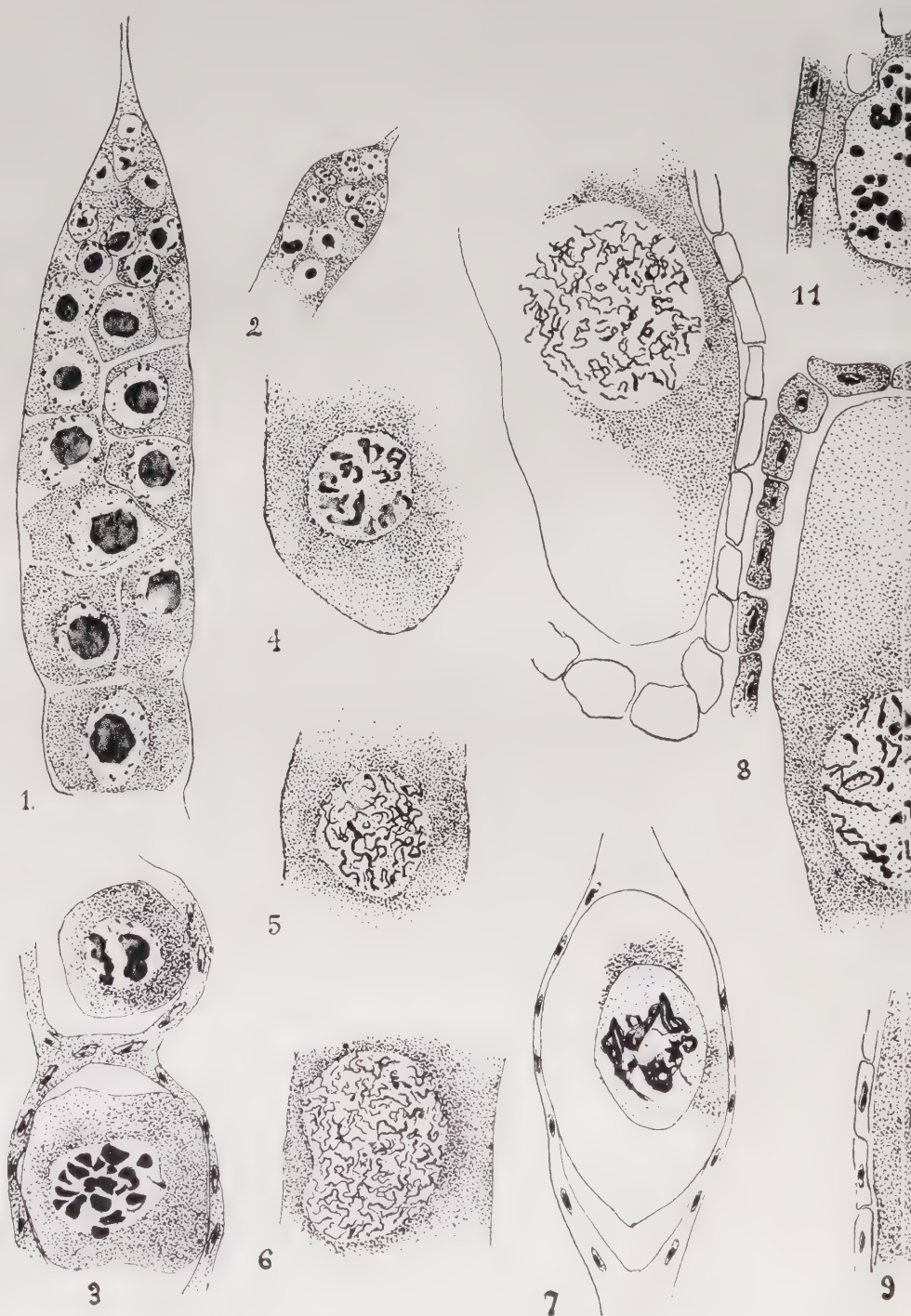
Le Doyen de la Faculté des Sciences
C. MAURAIN.

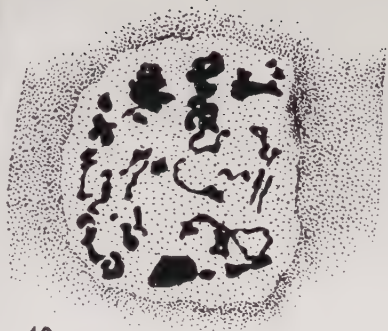
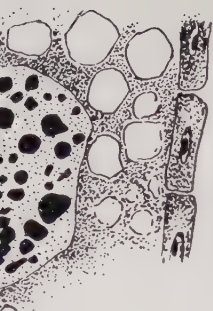
Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris :
S. CHARLÉTY.

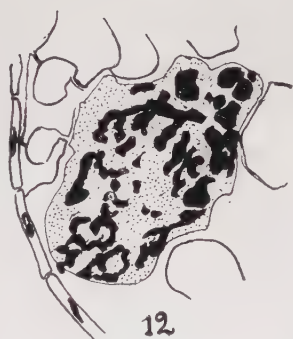
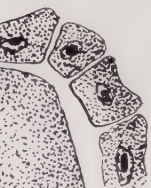








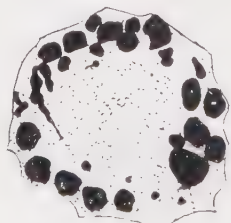
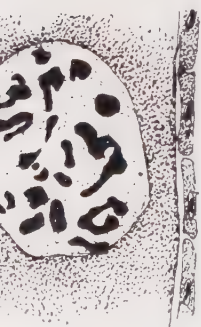
10



14



13



15



